

40 Zool. 1351

UNTERSUCHUNGEN
ZUR
VERGLEICHENDEN ANATOMIE
DER
WIRBELTHIERE

VON
Dr. CARL GEGENBAUR,
PROFESSOR DER ANATOMIE IN JENA.

ERSTES HEFT.
CARPUS UND TARSUS.

MIT SECHS TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1864.

189-91

WIRBELTIERE
VERGLEICHENDE ANATOMIE
VON

CARL GEGENBAUR

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

Vorwort.

Einige umfangreichere Untersuchungen, die ich, zum Theil schon seit längerer Zeit, über theils weniger bekannte, theils in ihren grossen Zusammenhängen nicht näher gewürdigte Organreihen der Wirbelthiere begonnen habe, beabsichtige ich in mehreren Heften zu veröffentlichen, von welchen ich das erste den Fachgenossen hiermit vorlege.

In der dieses Heft füllenden Abhandlung übergebe ich eine Arbeit, welche versuchen soll, eine bis jetzt bestandene, nicht unbedeutende Lücke der vergleichenden Osteologie auszufüllen. Während über alle grösseren Skelettheile nicht bloss in zahlreichen Monographien, sondern auch in grösseren, zusammenfassenden Werken beschreibendes Material und vergleichende Beurtheilungen zahlreich vorliegen, waren Carpus und Tarsus relativ nur gering beachtete Theile und ausser gelegentlichen Beschreibungen dieser Abschnitte und wenigen vergleichenden Bemerkungen, wie wir sie z. B. Owen verdanken, lagen keine belangreichen Vorarbeiten vor. Von Cuvier werden zwar in dessen „Ossemens fossiles“ von Reptilien mehrfache, von Säugethieren zahlreiche Beschreibungen von der Hand- und Fusswurzel gegeben und die Correctheit der schriftlichen wie der bildlichen Darstellung machte das berühmte Werk auch für die genannten Zwecke zu einer wichtigen Fundgrube: allein Amphibien und Vögel sind so gut wie gar nicht berücksichtigt und alle Vergleiche einfach auf die beim Menschen sich treffenden Einrichtungen bezogen, so dass eigentlich nur die Organisation des Carpus und Tarsus der Säugethiere darin eine strengere vergleichende Beurtheilung erfährt. Aehnlich verhält sich die bekannte Abhandlung von Dugès über die Amphibien, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Erklärungen, ohne Berücksichtigung der Kluft, die gerade zwischen den unge-

schwänzten Amphibien und den Säugethieren besteht, meist ganz willkürlich oder unter unbegründeten Voraussetzungen aus der menschlichen Anatomie entnommen wurden. Die meisten der sehr zahlreichen Osteographen sind diesen Vorgängern entweder einfach gefolgt oder glaubten mit einer Angabe der Anzahl der betreffenden Knochenstücke allen Anforderungen Genüge geleistet zu haben. Bei dieser Sachlage war es für mich nöthig nicht bloss das anatomische Material, welches die letzten 60 Jahre zu Tage gefördert, vergleichend zu benutzen, sondern auch zahlreiche eigene Untersuchungen anzustellen, wobei mir die Berücksichtigung der embryonalen Zustände von grossem Werthe war und in mehr als einem Falle von günstigem Erfolge begleitet wurde. Wie aber die Berücksichtigung der früheren Zustände des Individuums für die Beurtheilung der späteren vom wichtigsten Einflusse ist, so musste auch hier von den einfacheren Zuständen der Organismen zu den complicirteren höheren vorgeschritten werden. Die Untersuchung der bezüglichen Organisation der Amphibien war mir daher unerlässlich und ich glaube dadurch nicht nur das, worin ich mit den Vorgängern übereinstimme, fester begründet, sondern auch die Punkte, in welchen ich von früheren Ansichten abweichen musste, genügend aufgeklärt zu haben. Weshalb ich auch hier die Fische noch ausser Betracht liess, habe ich ausführlich in dem Abschnitt über den Carpus dargelegt.

Meine Aufgabe zerfällt in einen allgemeinen und einen besonderen Theil, beide innig vereinigt. Bezüglich des allgemeinen Theils meiner Aufgabe wollte ich versuchen, ob und wie die bei den höheren Wirbelthieren gegebenen Verhältnisse aus den unteren Formen ableitbar wären, ob gewissermassen gemeinsame Verhältnisse den Einrichtungen aller Classen zu Grunde lägen, und in welcher Art die Modificationen sich verhielten, welche die, die einzelnen Abtheilungen auszeichnenden Einrichtungen bedingten. So sehr auch von vorn herein eine Uebereinstimmung der Einrichtung des Carpus und Tarsus, aus der bei den meisten Wirbelthieren bestehende äusseren Aehnlichkeit von beiderlei Extremitäten zu bestehen scheint, die vielleicht dem weniger Kundigen grösser sich darstellt als dem mit den Organisationsverhältnissen Vertrauten: so geht doch aus den schon zu Cuvier's Zeit bekannten Thatfachen soviel hervor, dass an den gleichen Abschnitten der Extremitäten verschiedener Wirbelthierclassen ganz gewaltige Veränderungen der specielleren Organisation vorhanden sind. Diese, beim ersten

Blicke höchst abweichenden Verhältnisse aufzuhellen, indem ich sie aus successiven, bald im Individuum bald in niederstehenden Zuständen hervorgegangenen Umwandlungen nachwies, war mir mehr angelegen als eine Zusammenstellung der formenreichen Variationen einzelner bereits erklärter Theile innerhalb engerer Ordnungen. Daher waren auch die Säugethiere relativ am wenigsten berücksichtigt worden. Mit Zugrundelegung der von mir aufgestellten Gesichtspuncte der Beurtheilung wird es Jedem leicht sein auch jene Variationen aus dem ohnehin zur Genüge vorliegenden Materiale auszusuchen und zu verstehen.

Das Speciellere meiner Aufgabe ist dahin gerichtet, neben den Verhältnissen der Zahl und des Volumens der einzelnen Theile das Charakteristische der Verbindungsweise derselben und der Gestaltung hervorzusuchen und es mit niederen und höheren Zuständen des Gesamtorganismus in Einklang zu bringen. Für jede einzelne untersuchte Abtheilung der Wirbelthiere konnten so ziemlich scharf umgrenzte Merkmale aufgestellt werden, aus denen vielleicht auch für die Zoologie — die Paläozoologie mit inbegriffen — noch manche Förderung erwächst. Indem ich nachweisen konnte, dass selbst innerhalb kleinerer Abtheilungen im Carpus — und Tarsusbaue ganz bestimmte Modificationen bestehen, wird es möglich, diese bis jetzt nur wenig zur Beurtheilung des ganzen Organismus verwendeten Abschnitte des Skeletes gründlicher in Betracht zu ziehen und besonders zur Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse grösserer Classen zu benützen. In der Beurtheilung der Extremitäten des schon früher einmal von mir berücksichtigten Compsognathus, sowie der Hand- und Fusswurzel der Protorosauri habe ich versucht, schon jetzt die an den lebenden Amphibien und Reptilien getroffenen Thatsachen für die untergegangenen zu verwerthen und hätte gern gewünscht, Solches in einem grösseren Maassstabe ausführen zu können, da ich der Ueberzeugung bin, dass in den Skeletelementen des Carpus und Tarsus mindestens ebenso charakteristische und für die Beziehungen des Gesamtorganismus zu anderen wie zur Aussenwelt ebenso wichtige Bildungen, wie in den übrigen dem Volum nach ansehnlicheren Theilen des Skeletes sich vorfinden. Leider sind aber viele der paläontologischen Werke bei aller Genauigkeit und Sorgfalt, die auf Beschreibung und Abbildung verwendet ist, für obige Zwecke nicht gut dienlich und es bedürfte auch hier wieder der nur im seltneren Falle durchführbaren Autopsie.

Es zog sich also auch hier eine Grenze, wie sie auf der andern Seite durch die Absicht, alle für die Vergleichung überflüssige Detailbeschreibung zu vermeiden,

sich erhob; die Fasslichkeit wird darunter nicht gelitten haben. Zudem geben die Abbildungen, welche der geehrte Herr Verleger beizugeben gestattet hat, auch dem mit den Objecten nicht unmittelbar Vertrauten die nöthigen Unterlagen der Anschauung.

So glaube ich nicht nur durch die vorstehende, wenn auch in gar vielen Stücken noch lückenhafte Untersuchung die Erkenntniss der Organisation der Wirbelthiere um Einiges zu fördern, sondern hoffe auch Anregung zu geben für das Verständniss allmählichen Werdens, durch welches allein die vergleichende Anatomie ihre wissenschaftliche Bedeutung empfängt.

Jena, im Mai 1864.

C. Gegenbaur.

Inhalt.

Erster Abschnitt.

	Seite
Vom Carpus	1
Carpus der Salamandrinen	3
Siredon, Menobanchus	8
Menopoma, Cryptobanchus, Proteus	9
Carpus der ungeschwänzten Amphibien	12
Vergleichung des Carpus der ungeschwänzten Amphibien mit dem der Urodelen	16
Schildkröten	18
Eidechsen	22
Beurtheilung der Carpusreste der Protorosauri	27
Enaliosaurier	31
Crocodile	32
Vergleichung des Crocodilcarpus mit dem der anderen Reptilien	37
Vögel	38
Verwandtschaft zwischen Crocodil- und Vogelcarpus	41
Säugethiere	42
Rückblicke	51

Zweiter Abschnitt.

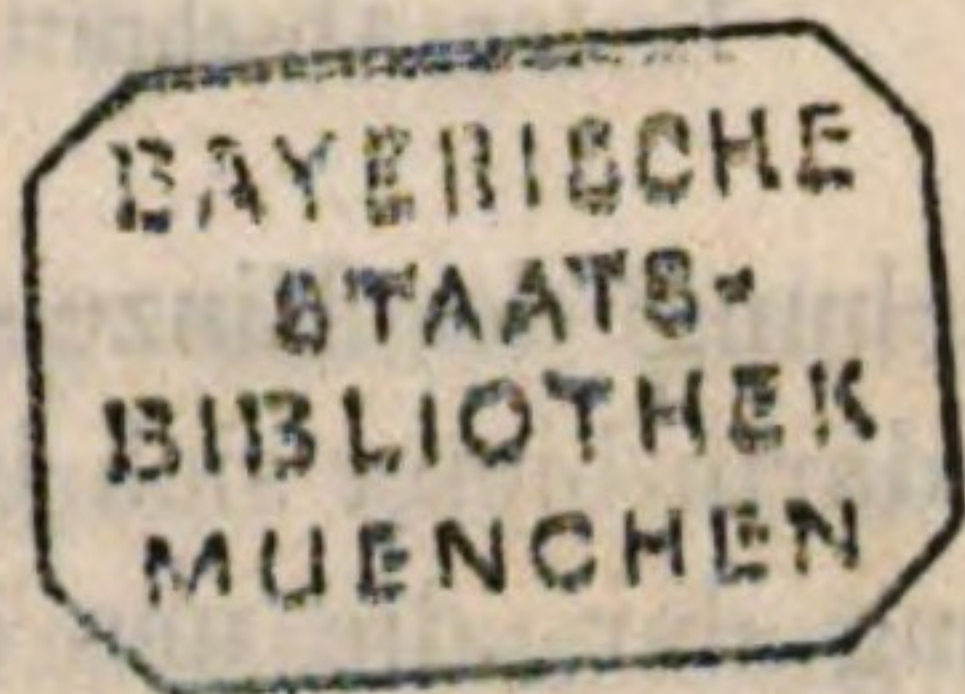
Vom Tarsus	54
Geschwänzte Amphibien	54
Proteus	55
Salamandrinenlarven	55
Siredon, Menobanchus, Menopoma, Cryptobanchus	56
Tarsus der ausgebildeten Salamandrinen	58

	Seite
Ungeschwänzte Amphibien	59
Vergleichung des Tarsus der ungeschwänzten Amphibien mit dem der geschwänzten	67
Reptilien	67
Schildkröten	68
Eidechsen	71
Fossile Saurier mit der Tarsusbildung der lebenden Eidechsen	81
Protosauri	82
Compsognathus, Mittelstufe zwischen Reptilien und Vögeln	85
Crocodile	87
Vögel	93
Entwicklung des Fuss skelets der Vögel	95
Vergleichung des Vogelfusses mit dem der Reptilien	105
Säugethiere	109
Rückblicke	111

Dritter Abschnitt.

Vergleichung zwischen Carpus und Tarsus	115
---	-----

Zweiter Abschnitt.



Erster Abschnitt.

Vom Carpus.

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung des Handwurzelskelets müsste, wie jede ähnliche Arbeit, der herrschenden Meinung gemäss mit der die niederste Stufe der Wirbelthiere einnehmenden Classe der Fische beginnen, hier die Ausgangspunkte suchen, von denen zu den höheren Formen vorzuschreiten wäre, und somit in den niedersten Organisationszuständen eine feste Basis für die Beurtheilung des Weitergebildeten gewinnen. Von vornherein halte auch ich die Behandlung vergleichend osteologischer Gegenstände nach jener Auffassung für vollkommen richtig und wünschenswerth, aber eine sorgfältige Erwägung der Sachlage hat mich belehrt, dass es für jetzt nicht möglich ist in der Classe der Fische die Grundlagen für die Vergleichung des Extremitätenskelets der Wirbelthiere aufzufinden. Wenn es auch möglich war die diesseits des Carpus gelegenen Abschnitte der Vorderextremität der Fische auf ihre Homologa bei den übrigen Wirbelthieren zurückzuführen, wie aus der gründlichen Arbeit Mettenheimer's*) hervorgeht, so widerstrebt gerade der als Carpus anzusehende Abschnitt an der Hand der Fische jeder specielleren Deutung seiner einzelnen Theile, ebenso wie die Theile der Mittelhand und der jenseits derselben liegenden Flossengebilde. Der Umstand, dass bei den Knochenfischen und Ganoiden eine einzige Reihe von Knochen als Carpus angesehen werden kann, verbietet diese Stücke mit dem mehrreihigen Carpus der Wirbelthiere in engeren Zusammenhang zu bringen, sowie auf der andern Seite der vielgliedrige Carpus bei Selachiern (Rajidae) und Dipnois durch das Uebermaass der an ihm hintereinander gefügten Stücke jede speciellere Vergleichung unmöglich macht. Wir müssen uns somit begnügen bei den Fischen einen Abschnitt der Extremität zu kennen, der dem Carpus der übrigen Vertebraten in toto entsprechen mag, der aber in seinem

*) Disquisitiones anatomico-comparativae de membro piscium pectorali institutae in Museo regio Berolinensi. Berolini 1847. 4.

engeren Verhalten eine Vergleichung der Einzelstücke für jetzt wenigstens als unzulässig erachten lässt. Auch darin bietet sich bei den Fischen, jedenfalls unter den Knochenfischen, eine Erscheinung dar, die uns diese Abtheilung als eine von den übrigen Wirbelthieren weiter entfernte zu erkennen giebt, indem sie uns das Vergebliche der Bemühung zeigt, die Vergleichung bis auf die kleinere Ausführung der Theile fortzusetzen. Es fehlen eben die Zwischenformen, durch welche die Fische mit den übrigen Wirbelthieren verbunden sind.

Da es aber sicherlich besser ist, Dinge die noch ganz ausserhalb des Bereiches der Vergleichung liegen, Verhältnisse, für welche bis jetzt noch gar keine engere Verbindung mit den übrigen Vertebraten nachweisbar ist, gar nicht in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, als durch mehr künstliche als natürliche Erklärungsversuche der Natur Gewalt anzuthun, durfte ich auch zu dieser Untersuchung die Fische nicht herbeiziehen. Mögen also spätere Forschungen das bis jetzt noch Fremdartige des als Carpus angesehenen Abschnittes der vorderen Extremität der Fische, durch Nachweis von Zwischengliedern morphologisch verständlich machen, Forschungen die eher auf dem Gebiete der Palaeontologie, als durch Untersuchung lebender Formen gefördert werden möchten *).

*) Anmerkung. Die Zusammensetzung des Skelets der gesamten vorderen Extremität bietet bekanntlich bei den Teleostiern und Ganoiden so viele Eigenthümlichkeiten dar, dass sich dadurch gegen alle übrigen Wirbelthiere eine viel tiefere Kluft ergiebt, als die ist, welche zwischen den einzelnen Abtheilungen der letzteren sich findet. Es erscheint mir selbst das gänzliche Fehlen oder die rudimentäre Bildung der Extremitäten in einzelnen Gruppen nicht so sehr wichtig, als die sonderbaren Verbindungsweisen und Anfügungen der einzelnen Stücke am Schultergürtel. Selbst wenn man zugiebt, dass alle jene Skelettheile in der Weise wie es z. B. von Mettenheimer geschah, gedeutet werden dürfen, bleibt soviel des Eigenthümlichen übrig, dass an einen Uebergang in die Verhältnisse der höheren Organismen kaum gedacht werden kann. Für die Beurtheilung der Extremitätengebilde genannter Fische sind nach meiner Meinung zwei Gesichtspuncte denkbar. Erstlich könnte man sie einfach als niedere Bildungen ansehen, von denen die höheren sich ableiteten; zweitens können sie als Zustände betrachtet werden die, von einfacheren ausgegangen, in complicirtere zwar, allein nicht weiter sich fortsetzende, übergegangen wären. Prüfen wir diese beiden Auffassungsweisen näher. Im ersten Falle würden die genannten Gebilde gewissermassen als embryonalen Zuständen analog zu betrachten sein. Sie müssten denn die Charaktere der Biegsamkeit an sich tragen, einfachere Verhältnisse bieten, als die entsprechenden Theile der höheren Thiere. Davon ist aber keine Spur vorhanden. Die dem Armskelet entsprechenden Theile sind um vieles mehr complicirt als bei den übrigen Wirbelthieren, die Verbindungen völlig abweichend. Auf die Verhältnisse des Radius, der so oft in grosser Ausdehnung mit der Clavicula verbunden ist, auf jene der Ulna die als platter Knochen ebenfalls der Clavicula angefügt ist, aufmerksam zu machen, bedarf es wohl nicht. Da ist nichts was unentschieden wäre, was das Armskelet nur vorbildete. Alles ist vielmehr in starre Formen, in feste Beziehungen getreten. Damit ergiebt sich denn die zweite Auffassung von selbst als die richtigere; eine dritte ist unmöglich. Die

So mag also die Darlegung meiner Untersuchungen über den Carpus so-
gleich mit den Amphibien beginnen, von welchen ich zuerst die Urodelen vor-
führe, da bei diesen sich solche Verhältnisse finden, die für die ganze Lehre vom
Baue des Carpus von grosser Wichtigkeit sind. Da mir aber die Entwicklung
des Carpus nur bei den Salamandrinen zugänglich war, aus der Entwicklung je-
doch gar Manches für das Verständniss des Carpus anderer Amphibien Erspriess-
liche hervorgeht, so muss ich die Salamandrinen den Perennibranchiaten und Dero-
tremen vorgehen lassen.

Vom Carpus der Salamandrinen finden sich durch Cuvier *) ausführlichere Be-
schreibungen gegeben, welche wahrscheinlich den nicht speciell genannten gefleckten
Landsalamander zum Objecte hatten. Bis auf Unbedeutendes finde ich die Cuvier'-
schen Angaben zutreffend. Ebenso genau sind die Angaben von Dugès über *Triton*
marmoratus. Man zählt am Carpus erwachsener Exemplare vom Salamander
sieben Stücke, von denen fünf aus verkalkten platten Knorpeln bestehen, an denen
nur die Ränder noch unverändert knorpelig zu treffen sind, indess im Innern viel-
fach fettropfenhaltige Zellen einen Markraum ausfüllen. Der grösste dieser Kno-
chen entspricht der Ulna, und nimmt auch noch die Hälfte des distalen Endes des
Radius auf. (Taf. I. Fig. 2. *ui*.) Am radialen Rande dieses Carpusstückes schliesst
sich ein viel kleineres nur mit einem unansehnlichen central gelagerten Knochen-
kerne versehenes knorpeliges Stück (*r*) an, welches gegen den Metacarpus zu ein
zweites noch kleineres, ähnlich beschaffenes Knorpelstückchen (*2*) trägt. Ulnarwärts
von diesem trifft man ein fast die Mitte des Carpus einnehmendes verkalktes Stück (*e*),
welches zum Theil von den schon beschriebenen Stücken, zum Theil von den drei
noch übrigen begrenzt wird. Die letztern bieten die Anfügstellen für die vier
Metacarpusstücke. An das, von dem Ulnarrande aus gerechnet, erste Stück fügt
sich das vierte Metacarpale, das dritte an das zweite, und das erste und zweite ist

vordere Extremität der Fische scheint in der Form wie wir sie kennen durch eine Reihe von Umbil-
dungen entstanden zu sein, die von einer auch in die übrigen Wirbelthiere (zunächst Amphibien) sich
fortsetzenden einfacheren, oder Grundform, ausging, aber allmählich sich von dieser Grundform viel
weiter verlor als die Extremitäten der übrigen Wirbelthiere, welche unter sich in der Extremitäten-
bildung mehr gemeinsames besitzen als mit den Fischen, und, in den unteren Classen wenigstens,
in der ganzen Anlage des Extremitätenskelets, durch grössere Einfachheit ausgezeichnet sind. Dass
mit dieser Auffassung auch die anatomischen Verhältnisse der übrigen Organisation zusammenstim-
men, ist nicht sehr schwer zu erkennen.

*) *Ossemens fossiles*. Ed. IV. vol. X. p. 324. — In der Abbildung die Cuvier auf Pl.
254 in Fig. 15 vom Vorderarm des „Wassersalamanders“ (*Salamandre aquatique*) gegeben hat, finden
sich nicht unbedeutende Abweichungen von der citirten Beschreibung, bei welcher sich übrigens
nicht auf die Figur speciell bezogen wird.

am ersten Carpusstücke dieser Reihe befestigt, welches zu diesem Behufe zwei in einem Winkel zusammenstossende Gelenkflächen besitzt.

Da bei den Amphibien mit vierfingrigen Vorderextremitäten der innerste Finger oder Daumen verkümmert und schwindet — wie das bei den ungeschwänzten Amphibien sich erweisen lässt — so ist es der zweite und dritte Metacarpusknochen, den wir an einem einzigen Carpalstücke befestigt finden, während der 4. und 5. sein eigenes Carpusstück besitzt. Darin muss ich von Cuvier's Angaben abweichen, dass — beim erwachsenen Thiere — jedes Metacarpusstück seinen Carpusknochen besitze, in welchem Falle das zweite Knorpelstück an der Radialseite des Carpus den Träger für das zweite *) Metacarpale abgeben würde, der mit einer ganz kleinen Parthie seines Basalknorpels es allerdings berühren kann. Bei alledem ist Cuvier's Angabe nicht ganz unrichtig, denn bei ganz jungen Larven (Taf. I. Fig. 1) ist das zweite Metacarpusstück (II) jenem ersten knorpeligen Carpusstücke (2) angefügt, und es ist leicht möglich, dass ein solches Verhalten persistiren kann.

Es ist ersichtlich, dass nach dem Geschilderten eine Anordnung der Handwurzelstücke in Querreihen, und zwar ganz speciell in drei aufeinander folgende, wie solches manchmal sich angegeben findet, in keiner andern Weise erkannt werden kann, als wenn man offenbar zusammengehörige in Eine Reihe zu rechnende Stücke, wie z. B. jene drei, welche die Metacarpusknochen tragen, als mehreren Reihen angehörig ansieht, was doch durchaus unstatthaft ist. Zudem ist mit einer solchen Vertheilung für die Deutung, für die eigentliche Erklärung der einzelnen Stücke gar nichts geleistet, da ja damit nicht nachgewiesen wird, wie die den Reptilien und Säugethieren zukommenden Carpusbildungen, die von jener vermeinten dreireihigen Anordnung so sehr abweichen, daraus hervorgehen. Lassen wir also zunächst jegliche Beurtheilung der Reihenbildung zur Seite, und nicht minder jegliche in weitem Sprunge von dem Säugethiercarpus entlehnte Deutung, die uns, wie das durch Stannius **) geschah, den inmitten der übrigen Carpusstücke liegenden Knochen als Os lunatum bezeichnen liesse; oder den diese Verhältnisse unter allen Autoren sonst am richtigsten beurtheilenden Dugès ***) dazu brachte, in dem inmitten aller übrigen gelegenen Knochen das Pisiforme zu vermuthen, und das Hamatum in einem Knochen zu suchen der nur einen einzigen Finger trägt. Suchen

*) Anmerkung. Bei der Bezeichnung der Metacarpusknochen will ich fortan jeden mit der ihn bei der fünfvingrigen Hand treffenden von der Radialseite aus gezählten Ziffer belegen, so dass also bei den vierfingrigen Amphibien der erste Metacarpusknochen als zweiter u. s. f. aufgeführt werden soll.

**) Zootomie der Amphibien pag. 81.

***) Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. pag. 166.

wir vielmehr vor Allem die realen Verhältnisse genauer und in grösserem Kreise als das bisher geschah festzustellen. In dieser Beziehung bietet der Carpus neugeborner Larven manchen interessanten Aufschluss. (Vergleiche Taf. I. Fig. 1.) Alle Stücke sind in diesem Stadium zwar vollständig differenzirt, allein noch durchaus knorpelig. Das distale Ende des Radius (*R*) ist im Vergleiche mit späteren Stadien etwas breiter, in einen griffelförmigen Fortsatz am äusseren Rande ausgezogen. Statt der zwei Knochen beim Erwachsenen fügen sich drei einzelne Stücke an den Vorderarm an. Einer (*r*) entspricht dem Radius, verbindet sich mit einem Theile von dessen Endfläche, und ist im Carpus des erwachsenen Thieres das nur mit einem kleinen Knochenkern versehene radiale Stück. An der Stelle des sowohl der Ulna als auch dem Radius sich anfügenden, grösseren Stückes, sind bei der Larve zwei völlig discrete Knorpel vorhanden, von denen der eine grössere (*i*), beiden Vorderarmknochen correspondirende, an seiner ulnaren Seite eine Concavität besitzt, in welche der kleinere, am ulnaren Rande des Carpus gelegene (*u*) und mit einem kleinen Theile der Ulna verbundene Knorpel eingreift. Die Grenzmarke zwischen diesen beiden Knorpeln ist schmaler, unansehnlicher, als die zwischen den übrigen, aber es lässt sich dennoch die Selbständigkeit beider Stücke zweifellos darthun, und eine Trennung kann leicht zu Stande gebracht werden. Während in späteren Zuständen die Grenze zwischen beiden Knorpeln aufhört und eine völlige Verschmelzung beider selbst noch vor der Verkalkung auftritt, so ist in früheren Stadien, z. B. bei Embryen, deren Dottersack noch einen beträchtlichen Umfang besitzt, eine bedeutendere Selbständigkeit zu erkennen. Es verhalten sich die drei Stücke dann so, dass je eines der beiden äusseren einem der Vorderarmknochen entspricht, in vollständigem und genauem Anschlusse an das Ende derselben, während das mittlere, von dem wir bei Larven schon einen Anschluss an das ulnare Stück sahen, in unentschiedenen Beziehungen zu beiden sich findet. Es hat eine langgestreckte Gestalt und ragt fast zur Hälfte zwischen die in jenem Entwicklungsstadium mit ihren distalen Enden divergirenden Stücke des Vorderarmskelets. Das Verhalten dieses Stückes wie überhaupt der drei an den Vorderarm sich anschliessenden ist so ganz ähnlich den Zuständen des Tarsus auf derselben Entwicklungsstufe, dass ich in dieser Hinsicht auf die vom Tarsus eines Salamanderembryon gegebene Abbildung (Taf. IV. Fig. 1) verweisen darf. Es geht aus Obigem zur Genüge hervor, dass ursprünglich drei vollkommen selbständige Knorpel- oder Skeletstücke eine erste Reihe im Carpus bilden, und dass zwei dieser Knorpel sich später zu einem Stücke verbinden. Die im Verlaufe meiner Untersuchungen über den Carpus gemachten Erfahrungen lassen mich auf jene Thatsache grosses Gewicht legen und der Umstand, dass wir jenen drei Stücken noch öfter begegnen und sie vielfach ganz selbständig bleiben sehen, mag recht-

fertigen, wenn ich sie jetzt schon mit besonderen Benennungen unterscheide. Das an den Radius gereihte Stück mag *Os carpi radiale*, das der Ulna entsprechende: *Os carpi ulnare*, das zwischen beiden und sogar theilweise noch zwischen Radius und Ulna gelagerte mag *Os carpi intermedium* heissen. Die so auffallende Beziehung des Intermedium zu den Vorderarmknochen schwindet sehr bald; bei den oben erwähnten Larven springt es nur wenig in den an der Vereinigungsstelle von Radius und Ulna gelegenen Winkel vor, bei halberwachsenen Thieren ist selbst von diesem Verhalten kaum eine Andeutung erhalten, woraus zu ersehen, dass im Verlaufe der Entwicklung auch in den Verhältnissen von Radius und Ulna nicht unbedeutende Veränderungen vor sich gehen.

Die Verschmelzung des Intermedium mit dem Ulnare findet sich auch bei Tritonen vor, wenigstens bei *Triton taeniatus*, deren Carpus durch ein im Vergleiche zu den übrigen, zum Unterschiede von *Salamandra maculosa* völlig verkalkten Knorpelstücken, sehr grosses Intermedio-ulnare besitzt (Fig. 7. *ui*). Das Radiale ist wie bei *Salamandra discret*, verfällt aber beim Erwachsenen der Verkalkung. Bei *Tr. taeniatus* verschmilzt es mit dem ersten radialen Stück der folgenden Reihe (Fig. 7. 2). Bei *Triton Wurfbainii*, dessen Carpusstücke gleichfalls völlig verkalken, während sie bei *Triton palmatus* zum grossen Theile knorpelig bleiben, ist das Intermedium mit dem Ulnare längere Zeit hindurch so eng verbunden, dass man beide an trockenen Präparaten für einen einzigen Knochen halten möchte; am frischen Objecte ist das Getrenntsein beider leicht zu erweisen; sobald man mit der Präparirnadel die Verbindung zu lösen sucht. Wenn sie jedoch noch nicht zu einem Ganzen verbunden sind, so deutet doch die ganz enge Aneinanderlagerung das bei den anderen Arten erfolgreichere Bestreben der Verschmelzung an, welche letztere auch wirklich noch eintritt. Bei einer grösseren Anzahl ausgewachsener Exemplare habe ich ein Intermedio-ulnare gesehen, an dem keine Spur einer Trennung wahrzunehmen war. Auch bei *Tr. palmatus* ist ein Intermedio-ulnare vorhanden, ja dieses verwächst sogar zuweilen mit dem mittleren, centralen Stücke, welches ich seiner Lagerung wegen als *Os centrale carpi* bezeichnen will. Dieses bei alleiniger Berücksichtigung des menschlichen Carpus ganz unverständliche Stück, von dem Dugès *) sagt, dass es ein Knochen sei, der am meisten seine gewöhnlichen Beziehungen verloren habe, wenn man nicht in ihm das Pisiforme erkennen wolle, zeigt uns am deutlichsten die Nothwendigkeit einer objectiven Auffassung. Stannius vergleicht es, wie schon erwähnt, dem Lunatum, wobei er freilich die Gründe verschweigt. Dass weder an ein Pisiforme noch an ein Lunatum gedacht werden kann, scheint auf der Hand zu liegen, und ebenso ist zweifellos, dass der

*) op. cit. p. 166.

indifferentere Name unter diesen Umständen vorzuziehen. Die Beziehungen des Centrale sind bei Salamandra wie bei Triton die gleichen: es wird ringsum von allen übrigen Carpusknochen begrenzt, nur das Ulnare macht bei Salamandalarven davon eine Ausnahme, indem es durch das da bestehende Intermedium davon abgeschlossen ist. Bei Triton Wurfbauii wird das Centrale noch an einer kleinen Stelle vom Ulnare berührt.

Bezüglich der noch übrigen vier Carpusknochen gelten die für Salamandra erwähnten Verhältnisse auch für die Tritonen. Doch ist bei Tr. Wurfbauii das Metacarpale II mit dem an der Radialseite gelegenen Stücke, welches auf das Radiale folgt in Beziehung, was bei allen Tritonlarven noch viel ausgesprochener ist. Aus diesem Umstande, dass in früheren Entwicklungsstadien das Metacarpale II an ein besonderes Carpusstück angefügt ist (wie auch das Metacarpale III sein eigenes Stück besitzt) und erst im Laufe der Entwicklung seine Beziehungen zum Carpus ändert, möchte ich den Schluss ziehen, dass jenes Carpusstück nicht einem sonst den Daumen tragenden Trapezium (Multangulum majus) entsprechen kann, wie das Dugès aufstellt, sondern ein dem zweiten Metacarpale ursprünglich zugetheiltes, also etwa mit dem Trapezoideum (Multangul. minus), wenn man will, übereinkommender Knochen ist.

Es ergibt sich also die Beziehung des Metacarpale II und III zum Carpus als eine secundäre, nicht ursprünglich vorhandene, und dadurch entstanden, dass das Metacarpale II von seinem Carpusstücke sich allmählich entfernt, und endlich mit dem Metacarpale III gemeinsam von einem von vornherein diesem letzteren angehörigen Carpusstücke getragen wird. Jedem der vier Metacarpusstücke kommt also bei den Salamandrinen ein gesondertes Stück des Carpus zu, und so verstehen sich diese vier Stücke als Metacarpusträger, durch welche die Beziehungen der Hand zum oberen Carpusabschnitt ebenso vermittelt werden wie die des Vorderarmes zum unteren Carpustheile durch Radiale, Ulnare und Intermedium.

Wenn ich oben gezeigt habe, dass das zweite Metacarpale ein später von ihm verlassenes Carpusstück besitzt, welches nicht das Trapezstück sein kann, so ergibt sich daraus mit Nothwendigkeit, dass auch das zweite jener Carpusstücke nicht dem Trapezoideum entsprechen könne, sowie ferner das dritte kein Capitatum und das vierte und letzte kein Hamatum ist, wie Dugès diese Stücke benannt hat. Auf welche Theile der Handwurzel der Säugethiere sie zurückgeführt, oder richtiger, welche Theile aus ihnen abgeleitet werden können, wird sich im weiteren Verlaufe dieser Mittheilungen ergeben. Vorläufig dürfte es besser sein, auch hier jede vorschnelle Vergleichung ruhen zu lassen und die mit dem Metacarpus in Beziehung stehenden Carpusstücke einstweilen durch indifferentere Namen zu unterscheiden. Sie können vielleicht am einfachsten als Carpalstücke bezeichnet werden,

bei denen ein beigefügter Exponent der Nummer des dazu gehörigen Metacarpusknochen entspricht, und so zugleich diese wichtige Beziehung ausdrückt. Am Carpus der Salamandrinen wird das, von der Radialseite aus gerechnet, erste Stück als Carpale², das letzte, am ulnaren Rande gelegene, als Carpale⁵ zu bezeichnen sein. —

Unter den Perennibranchiaten finde ich bei Siredon in der Carpusbildung die grösste Aehnlichkeit mit den Salamandrinen. Der Carpus (Taf. I. Fig. 3) ist im Ganzen flach, besteht aus einzelnen, mosaikartig an einander gelagerten Knorpelstücken, an denen keine Spur einer Verkalkung wahrzunehmen ist *). Alle Knorpelstücke sind platt und gleichmässig dicht an einander gefügt. An den Vorderarm stossen drei gesonderte Stücke. Ulnare und Radiale von gleich grossem Umfange fassen ein viel beträchtlicheres Intermedium zwischen sich, welches in einem von den distalen Endflächen von Ulna und Radius gebildeten Winkel vorspringt und so an die Verhältnisse erinnert, die es vorübergehend bei den Salamanderlarven besitzt; das Intermedium verbindet sich mit einer langen Fläche mit dem Centrale und um dieses lagern noch vier Carpalia, die ich wie jene bei den Salamandrinen aufzufassen mich berechtigt glaube, da im Ganzen dieselben Verhältnisse obwalten.

Das Carpale² trägt einen Theil der Basalfläche des Metacarpale II, welche zum andern Theile an das Metacarpale III angefügt ist. Carpale⁴ et ⁵ sind ausschliesslich mit je einem Metacarpale verbunden.

Nur wenig verschieden von Siredon ist Menobranchus. Der Carpus (Taf. I. Fig. 4) bleibt gleichfalls vollständig knorpelig und ebenso verhalten sich die Enden von Radius und Ulna und die Basen der Metacarpalien. Ulnare und Intermedium sind inniger mit einander verbunden, als bei den übrigen, so dass an die vorübergehenden Zustände von Salamandra lebhaft erinnert wird. Zwischen beiden tritt ein Blutgefäss hindurch und in der Nähe dieser Stelle ist die Trennung am deutlichsten. Das Intermedium (*i*) grenzt nur an einer ganz kleinen Strecke an die Ulna, nimmt dagegen einen grossen Abschnitt des unteren Endes des Radius auf und stösst mit seinem inneren Rande an das Radiale (*r*). Das Centrale (*c*) ist in einen vom letzteren und dem Intermedium gebildeten, einspringenden Winkel eingebettet und wird nach abwärts oder vorn von 3 Carpalien begrenzt, von denen jedes einem der drei ersten Finger (II. III. IV) entspricht; ein viertes Carpale (5) an das Ulnare und Carpale³ stossend, trägt den vierten Finger. Das zweite ist das breiteste und nimmt noch einen Theil vom ersten Metacarpale auf.

*) Anmerkung. Auch an den langen Knochen des Skelets von Siredon, wie bei Proteus, Menobranchus und Menopoma sind grosse Stücke an den Enden vollkommen knorpelig.

Einige geringe Abweichungen von den bisher gegebenen Befunden des Carpus zeigt Menopoma (Taf. I. Fig. 6), bei dem übrigens die Texturverhältnisse der bezüglichen Skelettheile ganz mit denen der aufgeführten Perennibranchiaten übereinstimmen. Ulnare (*u*) und Intermedium (*i*) sind kleiner als bei den übrigen, das letztere ragt zwischen Ulna und Radius ein. Auch das Radiale (*r*) ist unansehnlicher, es gestattet dem Centrale (*c*) bis zum Radius sich emporzustrecken, so dass der letztere an 3 Carpusstücke stösst. Von den 4 unteren Carpalien ist das erste bei grosser Breite des zweiten nur an einer ganz kleinen Stelle mit dem bezüglichen ersten Metacarpalknochen (II) verbunden, von dem der grösste Theil seiner Basalfläche dem Carpale² (³) mit angefügt ist. Das Carpale² begrenzt mit dem 3. und 4. den unteren, convexen Rand des Centrale, welches also sehr wechselnde Beziehungen haben kann, bald mehr gegen den inneren Rand des Carpus, bald mehr gegen den äusseren Rand vorrückend. Der gesammte Carpus von Menopoma besitzt eine mehr rhomboïdale Form, indem der Radius weiter vorragt, als die Ulna und diesem Verhalten entsprechend die 4 Metacarpalien in schräger Linie angeordnet sind.

Für Cryptobranchus scheinen nach den neueren Veröffentlichungen*) über den Bau dieses Thieres keine bedeutenden Abweichungen zu bestehen, es ist mir aber nicht möglich, aus den nur allgemein gehaltenen Angaben, wie aus der unbestimmt gehaltenen bildlichen Darstellung des Carpus, die nicht genau unterscheiden lässt, was etwa noch dem Radius oder der Ulna angehört, sichere Anhaltspunkte für eine Deutung zu schöpfen. Radiale, Intermedium und Ulnare sind am wenigsten scharf unterscheidbar, dagegen erkennt man das Centrale und 4 Carpalia, von denen das zweite, breiteste, wie vorhin 2 Metacarpalien trägt.

Die grosse Uebereinstimmung im Baue des Carpus der Perennibranchiaten, Derotremen und Salamandrinen, wie ich sie bisher darlegen konnte, lässt schliessen, dass auch Cryptobranchus nicht wesentlich abweiche. Dies wird selbst dadurch wohl nur im geringeren Grade beeinträchtigt, dass bei Proteus andere, beim ersten Blicke sehr abweichende Zustände des Carpus gegeben sind. Rusconi**) bildet fünf discrete Stücke ab, von denen Meckel***) mit Recht vermuthet, dass einer von ihnen nur die knorpelige Epiphyse des Radius sei, indessen die beiden

*) Anmerk. Während in v. Siebold's Fauna japonica Carpus wie Tarsus des Cryptobranchus nur als eine einzige Masse dargestellt sind, haben die neueren Mittheilungen über die Anatomie des Cryptobranchus von F. J. J. Schmidt, G. J. Goddard und J. van der Hoeven Haarlem 1862. 4. genauere Abbildungen gebracht (Taf. II. Fig. 5) und auch kurze Beschreibungen geliefert.

**) Monogr. del Proteo anguino Pavia 1819.

***) Syst. d. vergl. Anat. Bd. II. p. 457.

vorderen der ersten Reihe nur durch künstliche Trennung des dritten entstanden wären. Ich finde den Carpus (Taf. I. Fig. 5) nur aus 3 Stücken gebildet, die wie bei den anderen Perennibranchiaten platt, polygonal gestaltet und völlig knorpelig sind, wie auch die Enden der Vorderarmknochen und die Basen der 3 Metacarpalien ansehnliche Knorpel vorstellen. An Ulna und Radius fügen sich 2 Stücke an, eines quergelagert (*u*), an beide Vorderarmknochen stossend, das andere (*r*), der Länge nach gerichtete, nur dem Radius angefügt und an seinem unteren Ende den ersten Metacarpusknochen (II) tragend. Es bildet somit dieses ein Stück den ganzen inneren Rand der Handwurzel. Das dritte Stück (*x*) setzt sich an die beiden vorerwähnten an und trägt 2 Metacarpalien (III. IV). Die bei allen übrigen geschwänzten Amphibien getroffenen Verhältnisse sind somit in einer auffallenden Weise abgeändert; wie sie mit den anderen in Zusammenhang stehen, ist von vornherein nicht mit Gewissheit zu sagen, denn es ist weder in der Entwicklungsweise des Carpus der Urodelen, noch im fertigen Zustande desselben eine Anordnung der Carpusstücke vorhanden, welche auf die des Proteus sofort bezogen werden kann. Wenn ich dennoch versuche, eine Deutung der letzteren vorzunehmen, so kann es nicht ohne die Erklärung geschehen, dass ich damit keineswegs eine definitive Deutung aufzustellen beanspruche. Die Untersuchung des Carpus von Amphiuma, welches Thier mir nicht zu Gebote stand, vielleicht auch die Auffindung neuer Perennibranchiaten-Formen wird die für jetzt noch bestehende Lücke ausfüllen und an die Stelle einer nicht auf unmittelbare Beobachtungen gestützten Deutung eine fester begründete treten lassen. Wir haben bei der Beurtheilung des Carpus von Proteus auch die Reduction der übrigen Hand in Betracht zu nehmen. Es bestehen 3 Finger, die Metacarpalien von ziemlich gleicher Länge, am ersten, radialen, sind 2 Glieder, am zweiten, mittleren wiederum 2, am ulnaren ist 1 Glied vorhanden. Der mittlere Finger ist der längste. Da gezeigt worden ist, dass jedem Metacarpale ursprünglich ein Carpale entspricht und da es höchst wahrscheinlich ist, dass mit dem Schwinden von Fingern auch die bezüglichen Carpalstücke ihre Selbständigkeit verlieren oder verschwinden, so ist es nicht unwichtig, zunächst auf eine Deutung der Finger einzugehen. In dieser Beziehung bemerke ich, dass die Verkümmern eines radialen Fingers, die bei einzelnen Urodelen z. B. den Salamandrinen vorkommt, es wahrscheinlich macht, dass, wenn wir fünf Finger für die typische Grundform annehmen, ausser dem auch sonst fehlenden ersten radialen Finger noch der ulnare zu Verluste ging, so dass die 3 vorhandenen den drei mittleren dem 2., 3. und 4. Finger entsprächen. Es müssten also das Carpale ^{2, 3, 4} vorhanden sein, statt welcher wir nur ein einziges, den mittleren und den ulnaren Finger tragendes Stück antreffen, während der radiale Finger mit einem dem Radiale entsprechenden Carpusstücke verbunden ist.

Dass sich ein Stück der zweiten Reihe mit dem Radiale verbinden kann, ist oben bei Triton erwähnt worden (Vergl. oben S. 6. und Taf. I. Fig. 7. r. 2). Es ist also nicht ohne alle Analogie, dass auch hier ein solcher Vorgang stattgefunden hat und ebenso möchte ich annehmen, dass das andere, eigentliche Stück der zweiten Reihe gleichfalls aus einer Verschmelzung hervorging. Es bleibt somit nur ein einziges, allerdings am schwierigsten zu deutendes Stück, das oben an die Ulna und auch noch an einen Theil des Radius angefügt ist. Dass in ihm das Ulnare und Intermedium, welches schon bei den Tritonen nicht mehr durchgehend getrennt ist, sondern bei manchen als ein einziges Stück erscheint, erkannt werden müsse, scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen. Wie es sich aber mit dem Centrale verhalte, ist mir vollständig dunkel und ich muss es dahin gestellt sein lassen, ob dieses ebenfalls in dem ulnaren Stücke mit aufgegangen ist, oder ob es in allmählicher Rückbildung einfach verschwand. *)

*) Anmerkung. Es könnte hier die Frage aufgeworfen werden, ob der einfachere Zustand der Hand bei Proteus nicht als eine niederstehende Einrichtung angesehen werden könnte, aus der die anderen, eine grössere Fingerzahl und reichlichere Carpusstücke besitzenden Formen hervorgegangen wären. Es würde sich so jener Zustand als ein embryonaler ansehen lassen, der mit Hinblick auf den Carpus die später sich trennenden Elemente vereinigt besässe. Diese Auffassung könnte einige Berechtigung haben, wenn durch sie an jene höheren Formen angeknüpft werden könnte, oder wenn sie eine Vermittlung gegen andere niedere Zustände, so z. B. an die bei Fischen gegebene, bildete. Es trifft sich aber keines von beiden. Dagegen steht ihr die Thatsache entgegen, dass das Vorkommen grösserer Summen von Einzelstücken am Skelete ein Characteristicum niederer Zustände ist. Wir sehen, wenn wir gerade speciell die Entwicklungsverhältnisse der Hand- oder Fusswurzel betrachten, wie Veränderungen der Zahl der Stücke immer nur Verminderungen sind, die durch Verschmelzung mehrerer untereinander zu Stande kommen und es besteht kein einziger Fall, in welchem schon selbständig praeformirte Stücke sich wiederum theilten. (Dass ich jene Fälle, in welchen durch das Auftreten mehrerer Knochenkerne in einem einzigen Knorpelstücke scheinbar eine Mehrzahl von Skelettheilen aus einer Anlage hervorgeht, nicht hier in Anschlag bringen darf, ist selbstverständlich. Sie müssen von einem ganz anderen Gesichtspunct aus beurtheilt werden). Somit dürfte auch hier die geringe Zahl der Stücke viel eher aus einer Rückbildung hervorgegangen sein, als aus einer noch nicht stattgefundenen Differenzirung. Auch das Verhalten der übrigen Handtheile stimmt damit überein. Es ist unverkennbar, dass der Metacarpus wie die Phalangen bei Proteus mit den gleichen Theilen einer vollständigen Hand übereinstimmen. Wir können sie nur auf solche, nicht aber auf niedere Zustände, wie sie bei den Fischen vorkommen, beziehen, und es ist viel naturgemässer, dass eine geringere Fingerzahl aus einer grösseren, durch Verkümmern und Schwinden einzelner sich ableitet, als dass die Minderzahl, weil sie für sich eine einfachere Bildung vorstellt, zugleich einem niederen Zustand entspricht, aus dem sich erst ein durch eine Mehrzahl von Fingern charakterisirter herausbildete. Alle diese Erwägungen führen uns dahin, die Extremitäten von Proteus als rückgebildete anzusehen. Es sind derartige Fragen und ihre Erörterungen von der grössten Wichtigkeit für die Auffassung

Der Carpus der ungeschwänzten Amphibien wurde in seinen einzelnen Theilen zuerst durch Dugès^{*)} Untersuchungen genauer bekannt, denn die Darstellungen Cuvier's^{**)} beschränken sich auf ganz kurze Angaben und auch das was Meckel^{***)} angiebt, reicht an Vollständigkeit lange nicht an die vom erstgenannten Forscher gegebene Schilderung. Von den übrigen Autoren vor Dugès verdient nur Martens^{†)} noch besondere Beachtung, da dieser zwar eine ganz kurze Beschreibung aber eine in manchen Stücken ganz treffende Deutung giebt. Wenn ich nun zwar den von Dugès dargelegten Thatbestand in allem Wesentlichen anerkenne, so kann ich in keiner Weise mit den von ihm vorgenommenen Deutungen einverstanden sein. Es geht auch Dugès von der vorgefassten Meinung aus, im Carpalskelet der Amphibien die Repräsentanten der Knochen des menschlichen Carpus sofort erkennen zu können, und zu dieser Vergleichung hält er Pelobates für vorzüglich geeignet. Ich erachte es hier wieder für richtiger, erst die Anschlüsse an die geschwänzten Amphibien herzustellen. Pelobates und Bombinator bieten die grössere Zahl von Carpusstücken, Rana und Bufo eine geringere. Da bei den Salamandrinen eine Verminderung der Stücke aus nachgewiesenen Verschmelzungen einzelner abgeleitet werden konnte, ist es zweckmässiger, Pelobates und Bombinator hier den Fröschen und Kröten vorangehen zu lassen.

Den beiden Knochen des Vorderarmes entsprechen bei Pelobates und Bombinator zwei knorpelig bleibende (im Alter nur durch Verkalkung veränderte) Carpusstücke (Taf. I. Fig. 8. u. r.), von denen das Ulnare von Dugès als „Pyramidale“, das Radiale als „Semilunaire“ angesehen worden ist. Beide sind ziemlich von gleicher Grösse und stossen mit einer ansehnlichen Fläche aneinander. Sie stellen die Knochen der ersten Reihe vor. In welcher Weise wir sie den Salamandrinen gegenüber zu deuten haben, ist schwer zu sagen, da dort drei Stücke vorhanden sind. Das dem Radius angefügte Stück könnte dem Radiale der Salamandrinen, das der Ulna angefügte dem Ulnare entsprechen, wenn ein Intermedium vorhanden wäre. Da letzteres fehlt, auch bei sehr jungen Larven nicht vorhanden

der Organisationsverhältnisse, für das eigentliche Verständniss derselben, und wenn sie bis jetzt nur wenig gewürdigt worden sind, so mag daraus hervorgehen, dass man sich um die morphologische Bedeutung der Organe in der Thierreihe eben wenig gekümmert hat und es mag sich dadurch unsere im Vergleiche zur Kenntniss des Einzelnen, thatsächlich Gegebenen noch sehr geringe Erkenntniss der Beziehungen des Einzelnen zu grösseren Organenreihen erklären.

^{*)} op. cit. p. 70.

^{**) Anat. comp. ed. séc. vol. I. p. 441. und Oss. foss. X. p. 302.}

^{***)} Syst. d. vergl. Anat. Bd. II. p. 459.

^{†)} Anatomiae Batrachiorum prodromus. Diss. 8. Halae. 1820.

ist, können wir nicht sagen, ob es, wie allerdings der bei den Salamandrinen gefundene Verschmelzungsvorgang zu berechtigen scheint, schon in der Anlage des Ulnare mit eingeschlossen ist, so dass also letzteres einem Intermedio-ulnare entspräche, oder ob es gar nicht vorhanden, und etwa in jenen Zuständen, aus denen die ungeschwänzten Batrachier sich hervor entwickelten, verloren gegangen sei. So sehr die Analogie der Verschmelzung bei den Salamandrinen sich auch geltend zu machen scheint, so wenig halte ich ihre Annahme für durchaus nothwendig, denn eine andere Thatsache kann für den Ausfall des Intermedium sprechend angesehen werden. Das ist die Verschmelzung der Vorderarmknochen. Es ist oben gezeigt worden, dass das Intermedium ursprünglich sich ebenso zwischen Radius und Ulna einschiebt, wie es zwischen dem Radiale und Ulnare liegt, dass also seine Function zwischen Carpus und Antibrachium getheilt ist. Wo nun durch Verschmelzung von Radius und Ulna einem Intermedium seine Beziehung zu diesen Knochen von vornherein genommen wird, ist es gewiss nicht unwahrscheinlich, dass in der allmählichen Bildung jenes Verschmelzungsprocesses auch der Untergang des Intermediums gegeben ist. Doch ist dies ebenfalls nur eine Annahme und es ist ebenso nicht unwahrscheinlich, dass der Vorgang der Verschmelzung der Vorderarmknochen erst nach der Vereinigung des Intermedium mit dem Ulnare aufgetreten ist. An das Radiale lenkt ein ansehnliches Stück, auf welches bei Bombinator wie bei Pelobates fünf vom Ulnarrand des Carpus gegen den Radialrand zu an Grösse abnehmende Stücke folgen, die, besonders deutlich bei Bombinator, das erstere rings umgeben, bis auf die Fläche, welche dem Radiale angefügt ist. Ich muss zuerst diese fünf Stücke näher vorführen. Das erste, von Dugès als „Crochu“ bezeichnet, ist von der Grösse des Radiale; es liegt breit dem Ulnare an und stösst bei Pelobates noch mit einer kleinen, bei Bombinator mit einer sehr grossen Fläche ans Radiale und trägt bei beiden Thieren den Metacarpusknochen des fünften Fingers. Das zweite kleinere Stück dieser Reihe hat Dugès als „Capitulum“, das dritte noch kleinere als „Trapézoide“ und das vierte kleinste als „Trapèze“ aufgefasst. Jedes dieser Stücke trägt je einen Metacarpusknochen. Das fünfte, vom ulnaren Rande an gerechnet, wird als „Metacarpe du pouce“ bezeichnet, da dem entsprechend ein letzterem angefügtes bei Pelobates conisch gestaltetes, bei Bombinator sehr kleines, elliptisches und knorpelig bleibendes Stück als Phalange des Daumen angesprochen worden ist. *) Für letztere Annahme, und damit auch Deutung des kleinen Stückes als Metacarpale, ist gar kein Grund vorhanden. Jenes,

*) Anmerkung. Bei Bombinator ist der sogenannte Metacarpus pollicis ein conischer mit einer flachen Vertiefung einem anderen Carpusstücke angefügter Knorpel, an dessen Spitze die gleichfalls knorpelige „Phalanx“ mit einer ebenfalls vertieften Seitenfläche aufsitzt.

vom Radialrand an gerechnet, erste Metacarpusstück des Dugès liegt vollständig im Carpus, sowie die Daumenphalange Dugès' im Metacarpus liegt. Ich sehe daher in der angeblichen Daumenphalange das Rudiment des Metacarpale I, im vorgeblichen Carpalstück des Daumen ein echtes Carpusstück, ganz von demselben Werthe wie die übrigen vier, mit denen es in einer und derselben bogenförmig gekrümmten Reihe sich findet. Nach dieser Auffassung kann natürlich auch den übrigen von Dugès gegebenen Deutungen keine Geltung mehr zugestanden werden. Die Unrichtigkeit dieser Deutungen wird übrigens auch ohne das klar sein, denn das Capitatum trägt bekanntlich das dritte Metacarpale, hier nach Dugès das vierte; und so finden sich auch die übrigen Stücke in ganz anderen Beziehungen als man nach ihren vom menschlichen Carpus hergenommenen Bezeichnungen fordern müsste. Alle fünf, den aus ebensoviel Stücken bestehenden Metacarpus tragenden Carpusstücke, halte ich jenen homolog, die — bei den vierfingerigen Urodelen nur zu vieren vorhanden — den Larven der Salamandrinen zukommen, und bei diesen, wie bei Menobranchus und Siredon dauernd, je ein Mittelhandstück an sich befestigt haben.

Es erübrigt noch, dem zwischen jenen fünf Carpalstücken und dem Radiale gelegenen grösseren Knorpelstücke (*c*) eine Stellung anzuweisen. Bei Bombinator wird es nicht gar schwer, darin das Centrale der Salamandrinen, Perennibranchiaten und Derotremen zu erkennen, denn es wird wie bei den Salamandrinen, fast ganz von den übrigen Carpusstücken umgrenzt, und nur das Ulnare hat diese Beziehung zum Centrale aufgegeben. Bei Pelobates wird es weniger umschlossen und bildet sogar einen Theil des radialen Carpusrandes, was vielleicht Dugès veranlasste, es als „Scaphoïde“ zu erklären.

Bei Rana (*R. temp.* und *escul.*) verhalten sich Radiale und Ulnare wie bei den vorher erwähnten Gattungen, sie bilden die erste Reihe (Taf. I. Fig. 8. *u. r.*), welcher Meckel noch das von mir dem Centrale der Urodelen entsprechend gehaltene beizählt. Diese Auffassung ist insofern für Rana irrig, als hier das Centrale nie mit den Vorderarmknochen zusammenstösst, dagegen passt sie für Bufo, wo wirklich drei Knochen mit dem Antibrachium verbunden sind (Taf. I. Fig. 11. *u. r. c.*). Das bei Bombinator vom Vorderarm noch ganz entfernte, bei Pelobates und Rana durch Verschmelzung des Radiale dem Radius näher gerückte Centrale setzt sich bei Bufo (*B. variabilis* und *cinereus*) in eine den Radiusabschnitt des Vorderarms erreichende Verlängerung fort und trägt dort noch eine dem Antibrachium zugewandte Gelenkfläche, Dadurch ist die Deutung dieses Knochens an sich sehr erschwert, und nur die Kenntniss der ganzen Reihe liefert eine sichere Basis zur Beurtheilung. Auch Pseudos besitzt das Centrale vom Antibrachium entfernt, so dass nur Radiale und Ulnare die erste Reihe bilden. Zur Aufnahme eines

Fortsatzes des den inneren Carpusrand mit bildenden Centrale ist das Radiale mit einem tiefen Einschnitte versehen. Aehnlich verhält sich Phryniscus (Ph. cruciger), nur dass hier das Centrale noch weiter gegen die Ulna zu am Ulnare sich mit einem Fortsatze emporschiebt, ohne aber die Ulna zu erreichen.

Man könnte hier eine der meinigen entgegengesetzte Reihe der Schlussfolgerung aufstellen und sagen: da sich bei Bufo drei Knochen in der ersten Reihe dem Vorderarm angefügt vorfinden, ist es naturgemässer diese drei den drei der primitiven Handbildung der geschwänzten Amphibien zukommenden zu vergleichen, und in ihnen Radiale, Intermedium und Ulnare gegeben finden; dann wäre bei Bombinator u. Pelobates das Radiale als aus der Reihe gerückt zu betrachten, und somit für dasselbe nicht weniger verlangt als von mir für das Centrale bei Bufo. So bestechend für den ersten Augenblick diese Auffassung auch sein mag, um so mehr als sie das Verhältniss des von mir für die ungeschwänzten Amphibien zweifelhaft gelassenen Intermedium aufzuklären scheint, so wenig kann ich sie für die correctere halten. Ich habe drei sehr wichtige Bedenken dagegen. Erstlich würde durch die Adoptirung jener Auffassung die offenbar ganz richtige Deutung der übrigen Handwurzelstücke eine andere, und das mit der Handwurzelbildung der geschwänzten Amphibien Uebereinstimmende würde vollständig aufgelöst, das Centrale der letzteren müsste hier als fehlend angesehen werden, wogegen ein durch die Verhältnisse der Vorderarmknochen viel eher als fehlend anzunehmender Knochen, das Intermedium, als vorhanden erklärt würde. Zweitens ist gegen jene Auffassung einzuwenden, dass der bei Bufo scheinbar als Radiale sich darstellende Knochen, das eigentliche Centrale, bei Bombinator wie bei Pelobates das Carpale¹ trägt, sowie auch die übrigen Carpalia sich angefügt hat, welche Function noch in keinem Falle beim Radiale gefunden worden ist. Endlich möchte ich noch als dritten Grund, und bedeutendsten, die Entwicklung geltend machen, welche nachweist, dass jenes fragliche Radiale ursprünglich vom Vorderarme (resp. Radius) ganz getrennt ist, und erst allmählich dieses sein an Bombinator und Pelobates sich anschliessendes Verhalten aufgibt, indem es sich an die Aussenseite des eigentlichen Radiale legt und an diesem zum Vorderarme emporwächst. Ich bin der Meinung, dass dieser letzte positive Grund, dem die anderen theoretischen Erwägungen stützend zur Seite stehen, die Bedeutung des fraglichen Knochens als Centrale satssam feststellen wird.

Nach dem bei Pelobates und Bombinator im Anschlusse an die geschwänzten Amphibien für die übrigen Stücke des Carpus Erörterten ergiebt sich die Erklärung derselben Theile auch für Rana und Bufo sehr leicht. Es sind drei Stücke die vom Ulnarrand gegen den Radialrand an Grösse abnehmen. Das, vom Ulnarrand an gerechnet, erste Stück ist das ansehnlichste (Fig. 9, ⁵, ⁴, ³, ², ¹), Cu-

vier legt ihm keine besondere Deutung zu. Martens erklärt ihn, wie später ersichtlich sein wird, ganz richtig dem Hamatum und Capitatum entsprechend, während ihn Dugès aus jenen beiden letztgenannten Knochen und dem Multangulum minus entstanden sich denkt. Da er auf drei gelenkkopfartigen Vorsprüngen drei Metacarpusknochen trägt, will ich ihn einfach als aus drei Carpalien, dem Carpale ³⁻⁵ entstanden ansehen. Bei jungen Exemplaren, oder noch deutlicher bei Larven von Bufo ist der das Metacarpale III tragende Theil dieses grossen quer im Carpus liegenden Knochen ein gegen die übrige Masse durch eine ringförmige Einschnürung abgegrenztes Stück, welches auf senkrechtem Durchschnitte seine Trennung noch deutlicher zeigt. Bei Larven von Rana habe ich solches nicht beobachten können, hier ist das Einheitliche des Stückes schon bei der frühesten Sonderung des Carpus gegeben. Bei Phryniscus dagegen entspricht das grosse Stück nur zwei Carpalien, trägt auch nur zwei Mittelhandknochen und ihm folgt radialwärts ein kleiner rundlicher Knochen (Taf. I. Fig. 10, 3), an den das dritte Metacarpale gereiht ist. Hier ist aber derselbe Theil ein discreter Knochen, der bei Larven von Bufo nur durch eine ringförmige Furche vom Hauptstücke abgesetzt war.

Auf das grosse Stück folgt ein kleineres dem das Metacarpale II angefügt ist, es entspricht den „Trapèze“ von Dugès und ist mir Carpale ², während ich als Carpale ¹ ein noch kleineres, bei Kröten zuweilen vermisstes, bei Rana und bei Phryniscus aber leicht darstellbares und häufig ganz knorpelig bleibendes Stück bezeichne, welches das Rudiment des Metacarpale I trägt.

Dieses Carpale ¹ ist dasselbe, welches Dugès bei Rana wie bei Pelobates als Metacarpe du pouce bezeichnete. Bei jungen Exemplaren von Rana ist es nur ein ganz unansehnliches, beim Skeletiren der Hand leicht mit den Weichtheilen sich entfernendes Stückchen. Verhältnissmässig ansehnlich ist es in der von Cuvier von der Hand eines amerikanischen Frosches gegebenen Abbildung*). Das hieran angefügte Metacarpale des Daumen — nach Dugès Phalange des Daumen — kann ich bei unsern einheimischen Fröschen nie so beträchtlich finden, wie es Dugès abgebildet hat, es entspricht an Grösse und Form vielmehr der vorhin citirten Darstellung Cuvier's. Bei Bufo vulgaris habe ich das Carpale ¹ (Taf. I. Fig. 11. 1) dicht neben das Carpale ² gerückt getroffen, so dass das Metacarpale II auf beiden Knochen aufsass.

Vergleichen wir den gesamten Carpus der ungeschwänzten Amphibien mit dem der geschwänzten, so haben wir zuerst zu constatiren dass, mit Ausnahme des Intermedium, alle dort getroffenen Knochen auch hier vorhanden sind, ja sogar noch ein Carpale mehr, da noch ein dem Daumen entsprechender Finger, wenn

*) Ossemens fossiles. Pl. 252, Fig. 38. c.

auch nur im Rudimente vorhanden ist. Der ersten Reihe ist eigenthümlich das Radiale und Ulnare, welchen bei Bufo noch das Centrale radialwärts sich anreihet. Dieses letztere Stück hat bei allen seine bei den Salamandrinen wie bei Menopoma, Menobanchus und Siredon noch ganz centrale Lage aufgegeben, rückt an den Radialrand des Carpus, wenig bei Bombinator, mehr bei Pelobates und Pseudes, noch mehr bei Rana und Phryniscus und am meisten bei Bufo vortretend. Es steht dieses allgemeine Verhalten des Centrale vielleicht in Zusammenhang mit der geringeren Entwicklung der ersten Finger, die nur zwei Phalangen besitzen, indess die beiden letzten dreigliedrig sind *). Der letzte Finger besitzt also eine Phalange mehr als bei den Salamandrinen. Man könnte hier einwenden, dass auch bei den letzteren die beiden ersten Finger eine geringe Gliederzahl aufweisen, der erste eine Phalange, der zweite zwei, allein der ganze Carpus ist da, wie sogleich gezeigt werden soll viel indifferenter. Die Grössen-Abnahme der Carpalia vom Ulnarrand gegen den Radialrand spricht ebenfalls für die das Vortreten des Centrale mit bedingende Erscheinung der Verkümmerung der radialen Hälfte der Hand. Eine fernere Eigenthümlichkeit des Carpus, die aber nur einen Theil der Amphibia anura trifft, ist das Vorkommen eines einzigen Carpalstückes an der Stelle des dritten, vierten und fünften oder nur das des vierten und fünften Carpale der Urodelen. Bei Pelobates und Bombinator sind alle Carpalia discret, zwei Carpalia sind bei Phryniscus verschmolzen, drei bei Rana und Bufo.

Während die Carpalstücke der Amphibia anura auch in histiologischer Beziehung mit jenen der Urodelen übereinkommen, entweder aus reinem Hyalinknorpel **) bestehen, oder, wenn auch zumeist sehr spät nur durch Knorpelknochen dargestellt werden, so ergiebt sich eine bis jetzt kaum gewürdigte Verschiedenheit in der Art der Differenzirung der einzelnen Stücke. Bei den Urodelen gleich-

*) Anmerkung. Eine Ausnahme macht Pseudes, bei welchem die Gliederreihe der Finger folgende ist: 3. 3. 4. 4. Als neues, zugefügtes Glied giebt sich das vorletzte jedes Fingers zu erkennen. Es ist eigenthümlich gestaltet, etwas dicker als die vorhergehenden und auch beträchtlich kürzer, so dass es sammt dem gleichlangen Endgliede noch nicht die Länge des vorhergehenden Gliedes erreicht. An seinen Gelenkflächen, welche an beiden Enden Pfannen sind, besitzt es auch bei Larven einen ganz dünnen Knorpelüberzug. Alles übrige besteht aus verkalktem Knorpel. —

**) Anmerkung. Der Carpus vieler fossiler Amphibien war wohl gleichfalls dauernd knorpelig gebildet, da sich von ihm durchaus keine Ueberreste erhalten haben, indess sowohl Vorderarm als Mittelhand in situ sich finden. Ausser Andrias Scheuchzeri sind ungeschwänzte Amphibien anzuführen: Latonia Seyfriedi, Palaeophrynos Gessneri, Pelophilus Agassizii, Palaeophrynos dissimilis, vergl. H. v. Meyer z. Fauna der Vorwelt. Fossile Säugethiere, Vögel, Reptilien aus dem Molasse Mergel von Oenigen. fol. mit 12. Taf. Frankfurt a/M. 1845. —

artige oder doch nur wenig in formeller Beziehung von einander verschiedene Gebilde, mit zumeist ebenen und schmalen Flächen aneinandergefügt, und ebenso mit Vorderarm und Mittelhand verbunden, sind die gleichen Carpusstücke der Anura sowohl unter sich verschieden, durch stumpfe Fortsätze, und andere Reliefverhältnisse der Oberfläche charakteristisch gebildet. Das Gleichartige der Form ist offenbar verschwunden und hat einer einen höheren Entwicklungsgrad aussprechenden Differenzirung und Individualisirung Platz gemacht. Schon während des Larvenzustandes ist solches zu erkennen, vollkommener kommt es zum Ausdruck da wo Verkalkung des Knorpels eintritt. Damit ist endlich auch eine Vervollkommnung der Gelenke verbunden, und die zumeist ebenen oder doch nur wenig gekrümmten Berührungsflächen der Carpusstücke der Salamandrinen werden durch stark gewölbte fast gelenkkopfartige Bildungen, welchen pfannenähnliche Vertiefungen der nächsten Skeletstücke entsprechen, vertreten. So wird der ganze Carpus und damit auch die Hand, ein von dem Homologon der geschwänzten Amphibien anatomisch und damit auch functionell sehr wesentlich verschiedenes Gebilde.

Es bieten also unter den Amphibien die Ungeschwänzten, wie sonst in ihrem Skeletbaue, auch in der Carpusbildung einen eigenthümlichen, aus dem Carpusbaue der Geschwänzten zwar ableitbaren, allein, wie sofort nachgewiesen werden soll nicht in höhere Organismen übergehenden Zustand dar. Das geht recht deutlich aus einer Untersuchung des Carpusbaues der Reptilien hervor, welche in keiner ihrer Abtheilungen an die Amphibia anura angeschlossen werden können. Wohl aber finden sich bei ersteren sehr auffallende Uebereinstimmungen mit den geschwänzten Amphibien, indem die einzelnen Theile des Carpus der Chelonier aus dem bei den Salamandrinen wie bei den Perennibranchiaten und Derotremen dargelegten Verhalten unmittelbar abgeleitet werden können.

Da es am zweckmässigsten ist das Einfachere, leichter Ueberschaubare, dem, durch Complicationen dem raschen Verständniss Entrückten vorausgehen zu lassen, beginne ich mit der Schilderung des Carpus von Chelydra (Taf. II. Fig. 1). Hier finden sich neun gesonderte, in Grösse wie in Form wenig von einander abweichende Stücke, von denen eines an die Ulna, ein anderes an den Radius stösst, und ein drittes (?) von diesen beiden wie von den Vorderarmknochen begrenzt wird. Es ist das ganz zweifellos derselbe Knochen der bei den Urodelen als Intermedium bezeichnet wurde. Unter dem Intermedium und seitlich von Radiale und Ulnare begrenzt, ist ein viertes Stück (?) inmitten des Carpus eingebettet, dem von mir als Centrale bei den Amphibien bezeichneten Knochen homolog, und hat hier

genau dieselben Lagerungsbeziehungen wie bei den Larven der Urodelen. Cuvier*) bezeichnet denselben Knochen als: „os intermédiaire qui paraît correspondre à l'os trapézoïde qui l'on voit dans les singes“. Wie richtig des berühmten Anatomen Urtheil ist, wird später erwiesen werden**). Nach diesen vier Knochen, von denen Radiale, Centrale und Ulnare in einer Querreihe liegen, folgt wieder eine aus fünf, oberflächlich mehr quadratisch gestalteten Knochen bestehende Querreihe, welche den Metacarpus trägt. Das Carpale¹ und Carpale² verbinden sich mit je einem Metacarpale. Das Metacarpale III mit dem dritten und vierten Carpale, das Metacarpale IV mit dem vierten und fünften, und letzteres trägt ausserdem noch das Metacarpale V. So finde ich das Verhalten am trockenen Skelete. Berücksichtigt man nun, dass jeder Carpusknochen mit einem, namentlich an den Verbindungsflächen nicht unbeträchtlichen Knorpelüberzuge versehen ist, so kann man wohl annehmen, dass der ganze Carpus am lebenden Thiere mehr in die Breite gezogen erscheinen musste, wobei dann jedem Carpale ein Metacarpale entsprochen, und sich ihm mit seiner Basalfläche verbunden haben musste.

Während das distale Ende der Ulna bei Chelydra nur wenig gegen das des Radius zurückgetreten ist, wird dieses Verhältniss ausgeprägter bei den anderen typischen Formen, und dadurch wird eine Störung der Reihenordnung erzeugt. Bei Chelys, die sich sonst an Chelydra wohl am meisten anschliesst, erstreckt sich der Radius fast dicht ans Carpale¹, und bei anderen Gattungen wird durch die ungleiche Grösse der einzelnen Stücke eine ähnliche Störung bezweckt. Sehr gross und wie die übrigen Stücke abgeplattet, ist das quadratische Ulnare bei Chelonia (Taf. II. Fig. 2), dem das ähnlich gestaltete Intermedium (i) radialwärts angefügt ist. Es tritt das nicht an den distalen Rand, sondern an eine Seitenfläche des Radius, und wird mit dem Ulnare gleichmässig an den distalen Ulnarrand befestigt. Cuvier hat beide Knochen für die einzigen der ersten Reihe

*) Ossemens fossiles. vol. IX. p. 428.

**) Da Cuvier die Beziehungen des von mir als Centrale bezeichneten Carpusstückes zu dem bei den Säugethieren als Intermedium benannten, ganz bestimmt erkannt hat, so müsste ich dem Centrale den älteren Cuvier'schen Namen „Intermedium“ belassen, und es käme meinem Intermedium eine andere Bezeichnung zu. Die Verhältnisse meines Intermedium zu den Vorderarmknochen, wie jene des Centrale zu den übrigen Knochen des Carpus lassen mich diese Benennungen für passender, bezeichnender erachten; zudem glaube ich, dass mir der Versuch einer ersten vergleichend-anatomischen Behandlung eines Skeletabschnitts einiges Recht giebt zur Veränderung von Bezeichnungen, die nicht auf tiefer durchgeführte Vergleichen begründet waren. Zudem wird derselbe Knochen, den Cuvier bei den Säugethieren als „Intermediaire“ bezeichnet, bei den Reptilien (Chamaeleon) als „Centrale“ aufgeführt. Vergl. Oss. foss. X. p. 97.

gehalten, da ihm das Radiale entgangen zu sein scheint*). Das letztere ist aber, wenn auch als ein sehr kleiner Knochen, vorhanden (Taf. II. Fig. 2. r). Wie bei Chelys sind auch bei Trionyx (nach Cuvier's Darstellung) die ersten drei Carpusknochen vorhanden. Bei Emys und Testudo ist jedoch das Radiale mit dem Centrale zu einem einzigen quergerichteten Stücke vereinigt, und bei Emys (Fig. 3) wird die ursprüngliche Beziehung des Intermedium (i) dadurch festgehalten, dass es sich zwischen die distal getrennten Vorderarmknochen (R. U.) einschiebt. Bei Chelonia, Chelys und Trionyx ist es wie bei Chelydra ein selbständiger Carpusknochen.

Die fünf den Metacarpus tragenden Knochenstücke der zweiten Reihe sind wiederum nur bei den zuletzt erwähnten Gattungen discret, fast gleich gross; nur bei Trionyx sind die beiden letzten Stücke grösser, welches Verhältniss bei Chelonia noch mehr ausgeprägt ist, so dass also hier nach dem oben vom Ulnare bemerkten eine Vergrösserung des ganzen ulnaren Carpustheiles zu Stande kommt. Emys und Testudo zeigen in der Reihe dieser Carpusstücke Verwachsungen, und zwar ist bei Emys statt des vierten und fünften Carpale (Taf. II. Fig. 3, 4, 5), bei Testudo statt des ersten und zweiten nur ein einziger Knochen vorhanden, der die bezüglichen Metacarpalia trägt. Wenn Meckel das Verhältniss der Gattung Testudo von der geringen Entwicklung des Daumens ableitet, so ist dabei übersehen, dass auch den letzten mit besonderen Carpalien correspondirenden Fingern keine grössere Selbständigkeit zukommt.

Es wird aus der vorgeführten Vergleichung des Carpus der Schildkröten ersichtlich sein, dass eine enge Verbindung mit dem Carpus der Amphibia urodela besteht und dass keine einzige Thatsache vorhanden ist, welche die Wiedererkennung der bei den Amphibien gefundenen Stücke nur einigermassen erschwerte. Dass ich bei den Urodelen die vergleichende Betrachtung begonnen, dürfte somit schon dadurch gerechtfertigt sein. Aus der Uebereinstimmung des Carpus der Urodelen mit dem der Chelonier geht aber auch hervor, dass, wo bei letzteren eine Vermehrung der Carpusknochen im Vergleiche mit anderen Gattungen auftritt, solche nicht aus einem „Zerfallen“ einzelner Stücke abgeleitet werden darf, vielmehr als das Fortdauern des ursprünglichen zahlreichere Theile aufweisenden Carpusbaues angesehen werden muss, wogegen die geringeren Zahlen durch Verschmelzung einzelner Stücke entstanden, sich herausstellen werden. Ob eine solche Verschmelzung bei den Schildkröten in der That vor sich geht, ist mir, der ich keine Embryen zu Gebote hatte, nicht ermittelbar gewesen, allein selbst für den Fall des Bestehens einer dem späteren Zustande entsprechenden Anlageform des Carpus, wird eine Verschmelzung

*) Auf Pl. 240. Fig. 15 der Ossemens fossiles ist das Radiale nicht abgebildet.

angenommen werden müssen und zwar als ein Vorgang, der in einem früheren Zustande der bezüglichen Art oder Gattung sich vollzogen haben wird.

Zu den aus früheren Lebensformen mit herübergekommenen Theilen des Carpus treten bei den Schildkröten noch andere, neue, die wir als accessorische Knochen zu deuten haben. Bei Emys findet sich am ulnaren und am radialen Rande des Carpus ein solches Knöchelchen (Taf. II. Fig. 3. s. s) vor, das auf keinen der bei den Amphibien getroffenen zu beziehen ist, und am ulnaren Carpalrande von Testudo, Trionyx und Chelonia ist der accessorische Knochen (s) gleichfalls vorhanden, bei den beiden erstgenannten Gattungen dem Ulnare, bei Chelonia, wo er eine ansehnliche Ausdehnung nach aussen zu erreicht (Taf. II. Fig. 2. s), dem Carpale⁵ angefügt. Dieser accessorische Knochen ist von allen Anatomen dem Carpus beigerechnet worden, ohne dass jedoch bis auf Cuvier eine Deutung versucht war. Cuvier bezeichnet den Knochen des Ulnarrandes geradezu als „Pisiforme“ und betrachtet ihn als „Os hors de rang“. Da der Knochen den Amphibien abgeht, erst bei den Reptilien und zwar in inconstanter Lagerung auftritt, und weder zum Vorderarm, noch zu den Knochen des Metacarpus wie zu denen des Carpus bestimmte Beziehungen besitzt, möchte ich ihn nicht bloss als „ausserhalb der Reihe“ liegend, sondern als ein dem Carpus fremdes Stück ansehen, welches allerdings dem Pisiforme der Säugethiere entspricht. Durch letzteren Umstand wird aber das Os accessorium carpi der Schildkröten noch lange nicht zu einem typischen Carpusstücke, vielmehr ist umgekehrt daraus zu schliessen, dass eben das Pisiforme der Säugethiere (und natürlich auch des Menschen) kein dem Carpus angehöriger Knochen ist, wozu ihn die traditionelle Anatomie gestempelt. Dass man ihn an der menschlichen Hand als ein der Sehne des Extensor carpi ulnaris eingefügtes Sesambein auffassen kann, ist bekannt*) und bestätigt nur die aus der Vergleichung gewonnene Anschauung.

Ein ähnlicher Mangel von Uebergangsformen im Carpusbaue, wie er bei den Amphibien zwischen den Anuren und Urodelen besteht, findet sich auch bei den Reptilien, so dass weder die Schildkröten mit den Eidechsen, noch beide mit den Crocodilen im Carpus unmittelbar nachweisbare Verbindungen erkennen lassen. Jedem kommt seine besondere bei den Reptilienformen der gegenwärtigen Periode der Erdentwicklung noch unvermittelte Eigenthümlichkeit zu.

*) Vergl. H. Meyer, Lehrbuch der physiolog. Anatomie des Menschen. Leipzig 1856. S. 98 und 204.

Der Carpus der Eidechsen zeigt acht reguläre Stücke, die in genauerer Beschreibung zuerst bei Cuvier aufgeführt sind, ohne dass sie jedoch eine consequente Deutung erführen. Im Anschlusse an die beiden Knochen des Vorderarmes findet sich ein Radiale und ein Ulnare (Vergl. Taf. II. Figg. 4—11 *r. u.*), welche beide meist flach gestaltete, gegen die Vorderarmknochen mit Gelenkvertiefungen versehene Stücke sind. Bei den Ascalabotae (Figg. 10—11. *r. u.*) sind sie ansehnlicher als bei den Scincoiden, Agamen, Lacerten und bei Chamaeleo. Sie sind immer durch einen nicht unbeträchtlichen von einem keilförmig zwischen sie von unten her eindringenden Knochen ausgefüllten Raum voneinander getrennt. Mit Ausnahme von Chamaeleo, bei dem Radius und Ulna fast in einer und derselben Fläche mit den beiden ersten Carpusknochen articuliren, sind die distalen Enden der Vorderarmknochen schräg von innen nach aussen gewölbt, so dass Radiale und Ulnare mit mehr oder minder grossen Theilen in den Zwischenknochenraum sehen. Die Vorderarmknochen fassen so den Carpus zwischen sich. Am meisten ausgebildet ist dies Verhalten bei den Ascalabotae, bei denen der Radius an seinem Ende etwas nach innen gekrümmt ist. Auch bei Draco (Fig. 6) ist ein solches Verhalten sehr deutlich zu beobachten.

Zwischen Radiale und Ulnare schiebt sich von der Mitte des Carpus her ein Knochen ein, der für das Intermedium genommen werden könnte (Figg. 4—11 *c.*). Er ist platt, keilförmig bei Iguana, Draco, Platydictylus, Phyllodactylus; gedrungener, auf dem Querschnitte drei- bis viereckig bei Lygosoma, Lacerta, Monitor. Bei den erstgenannten Gattungen tritt er weit zwischen Radiale und Ulnare ein, ohne jedoch über den oberen Rand dieser Knochen vorzustehen. Bei allen erwähnten Gattungen finde ich ihn jedoch mit seiner Hauptmasse unterhalb der beiden ersten Carpusstücke gelagert, von diesen von oben her, von den Metatarsusträgern von unten her umschlossen. Diese Beziehung macht es klar, dass wir in diesem Knochen nicht das Intermedium, sondern das Centrale zu suchen haben. Ein Intermedium, das bei den Schildkröten allgemein vorkam, fehlt demnach, und es entsteht nun die Frage, ob es mit einem der beiden vorhandenen ersten Stücke im Laufe der Entwicklung des Embryon verschmolzen, oder ob es schon in der Anlage ausgefallen. Nach Untersuchungen an Eidechsen-Embryen muss ich mich für letzteres aussprechen: es fehlt das Intermedium den Saurieren schon von Anfang an. Dieser Mangel kann auf eine doppelte Weise entstanden sein; es kann erstens das Intermedium in den zu den Sauriern hinführenden Zwischenformen allmählich seine Bedeutung verloren haben und unter fortschreitender Volumsabnahme endlich verschwunden sein, oder zweitens: es kann wie bei den Salamandrinen mit dem Ulnare sich vereinigt haben, und indem dieser Vorgang sich auf immer früheren Stadien der Entwicklung einleitete, endlich ganz in das Ulnare aufge-

gangen sein, so dass also, obschon ein Intermedium als discretus Stück selbst nicht einmal in der Anlage vorhanden ist, es doch potentia noch existirt und in dem Ulnare zu suchen wäre. Welche von diesen beiden Hypothesen dem wirklichen Verhalten entspricht, kann nur annäherungsweise vermuthet werden, es scheint mir die letztere zu sein, da sie auf einen denselben Skelettheil betreffenden Vorgang gestützt ist, der noch dazu in einer niederen stehenden Abtheilung — bei den Salamandrinen — sich findet. Inwiefern aber meine Meinung das richtige getroffen, darüber wird die Entscheidung von Seiten palaeontologischer Thatsachen abzuwarten sein.

Abweichende Verhältnisse bietet *Chamaeleo* dar. Ulnare und Radiale sind hier dicht nebeneinander gerückt und bilden eine gegen das unter ihnen liegende Centrale (welches auch Cuvier*) hier so nennt) gerichtete, die gelenkkopfartige Wölbung desselben aufnehmende Vertiefung. In diesem Gelenke findet die Hauptbewegung der Hand statt, sowohl Streckung als Beugung, dann auch Drehbewegungen werden hier vorzugsweise vollzogen, indess bei den anderen Sauriern das Brachio-carpalgelenk das in dieser Hinsicht wichtigste ist.

Mit den fünf Metacarpalknochen finde ich bei allen oben erwähnten Sauriern fünf Carpalia in Verbindung, die je einem Metacarpale entsprechen. Bei den *Ascalabotae* besitzen sie mehr abgerundete Oberflächen, aber wie bei den übrigen Eidechsen, je nach dem Finger dem sie angehören, ganz charakteristische Formen. In dieser Hinsicht unterscheiden sie sich nicht wenig von ihren Homologis bei den Schildkröten, die nur wenig Grösse- und Formwechsel in dieser Reihe aufweisen. Bei den *Ascalabotae* ist das Carpale¹ (Taf. II. Fig. 10, 11, ¹) immer kegelförmig gestaltet; seine breitere Basis trägt das ansehnliche, capitulumartige Basalstück des Metacarpale I, die Spitze ist zwischen Radiale und Centrale eingeschoben. Bei weitem das grösste Stück ist das Carpale⁴ bei vielen Eidechsen, an Grösse von den übrigen nur wenig verschieden ist es bei *Draco* und *Phyllodactylus*. Bei anderen *Ascalabotae* dagegen sogar ansehnlicher als das Radiale. Die Kanten zwischen den Berührungsflächen sind bei *Monitor*, wie bei den *Agamen* und *Lacertiden*, scharf ausgeprägt. Mehr gleichartig sind die fünf Carpalia bei *Chamaeleo*, bei denen nur das Carpale³ durch grössere Breite sich von den anderen unterscheidet. Alle ordnen sich hier um das Centrale, und zeigen noch die bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit in ihrer Form an kurze, gedrungene Metacarpusknochen zu erinnern. In der That stimmen sie auch in ihrem feineren Baue viel eher mit den Metacarpalien als mit den Carpusstücken anderer Saurier überein, und könnten zeigen, dass auch ein Abschnitt des Carpus in der Richtung

*) *Ossemens fossiles*. vol. X. p. 97.

des Metacarpus sich fortentwickeln kann, wie umgekehrt der letztere an einzelnen Stellen zu carpalknochenähnlichen Stücken sich rückbildet (wie bei *Pelobates*, *Bombinator*). Diese Auffassung des Thatbestandes, so plausibel sie scheint, kämpft aber mit der Schwierigkeit, dass die sonst bei den Sauriern sehr constanten Zahlenverhältnisse der Phalangenstücke der Finger sich anders gestalten als bei den Uebrigen, indem alle Finger nur ein Glied weniger besitzen würden. Durch die Betrachtung dieses Umstandes, sowie der von mir aufgefundenen Gleichartigkeit des feinen Baues der Carpalia mit dem der Metacarpalien anderer Saurier gewinnt die Cuvier'sche Deutung*) der Carpalia des *Chamaeleon*, nach welcher sie aus den mit den Metacarpalien verschmolzenen Carpalien bestehen sollen, einige Wahrscheinlichkeit. Der Nachweis analoger Verhältnisse an der Hinterextremität, nämlich die Verschmelzung von Tarsusstücken mit den Metatarsalien kann das noch bestärken, aber immer möchte ich die definitive Entscheidung darüber von der unmittelbaren Beobachtung abhängig gemacht wissen.

Das Accessorium (s) hat bei den Sauriern eine constantere Beziehung als bei den Schildkröten gewonnen, es liegt immer am Ulnare, zumeist nach aussen von demselben oder gegen die Aussenseite der Ulna gerückt (Taf. II. Fig. 5 s), so dass es kaum mehr dem Carpus zugerechnet werden kann, bei *Chamaeleo* hinter ihm, und bei der Wirkung des an es tretenden Beugemuskels der Hand noch etwas gegen den Radius zu ausweichend.

Die nicht unbedeutende Uebereinstimmung, welche der Carpus der fünffingrigen Saurier aufweist, findet sich, wie zu erwarten, da nicht mehr vor, wo eine Reduction der Fingerzahl stattfand**). Von den hierher gehörigen Formen habe ich nur einen dreizehigen Scincoiden der Gattung *Seps* (*S. chalcides*) untersuchen können (Taf. II. Fig. 8). Radiale und Ulnare sind wie bei Lacerten gestaltet, und auch das Intermedium hat eine dem der Lacerten ähnliche Gestalt, ist aber um vieles unansehnlicher. Ausser diesen drei Knochen sind nur noch zwei im Carpus vorhanden, von denen einer, unter dem Intermedium gelegener, einen Theil des Metacarpale des radialen Fingers und das des mittleren Fingers trägt. Der zweite, grössere Knochen (Fig. 8, 3) liegt mit einer breiten Fläche dem Ulnare (u) an, und verbindet sich theils dem Metacarpale (III) des dritten Fingers, theils einem besonderen an der Ulnarseite der Hand gelegenen Stücke, welches in die Mittelhand einragt. Obgleich das letztgenannte Stück, wie die sämmtlichen

*) *Ossemens fossiles*. vol. X. p. 97.

**) Anmerkung. Eine vortreffliche Uebersicht der Reductionen an Fingern und Zehen bei den Scincoiden hat Agassiz gegeben. *Essai on classification*, im ersten Bande der *Contributions to the natural history of North-America*. p. 44.

Carpustheile nur aus verkalktem Knorpelgewebe besteht, kann ich es doch nicht zum Carpus rechnen, sondern sehe in ihm einen auch histiologisch rückgebildeten Metacarpusknochen. Die Deutung der anderen Stücke wird bestimmt werden müssen durch die Deutung der drei vorhandenen Finger. In dieser Hinsicht besteht keine grosse Schwierigkeit, denn der Finger der Radialseite besitzt ein so charakteristisch gestaltetes Metacarpale, dass in ihm nur der erste Finger der fünffingrigen Saurier zu erkennen ist. Er trägt zwei Glieder wie bei den übrigen Sauriern, der Mittelfinger ist dann der zweite und der äussere der dritte, während ein vierter Finger nur durch ein Metacarpal-Rudiment (IV) vorgestellt wird. Der zweite wie der dritte Finger besitzt je drei Gliederstücke, so dass also nur der erste und zweite die Normalzahl enthalten, der dritte dagegen ein Glied weniger. Dieses Verhalten läuft parallel mit der Verkümmern der Ulnarseite, und zeigt dass dieselbe sich nicht nur auf das Fehlen der beiden ulnaren Finger beschränkt, sondern auch eine Verminderung der Gliederzahl des dritten Fingers und überdies noch eine Verkürzung der Länge gegen den zweiten Finger mit sich brachte. Mit dem Metacarpale der ersten Zehe ist aber ausser dem Radiale, an welches der grösste Theil der gelenkkopfartigen Basis des genannten Mittelhandknochens sich angelenkt hat, nur das Carpalstück (Fig. 8,²) in Verbindung, welches noch das zweite Metacarpale trägt, während der nächste Knochen (3) ausschliesslich für das dritte Metacarpale bestimmt ist. Es kommt also dem ersten Finger kein besonderes Carpalstück der zweiten Reihe zu, und es scheint das bezüglichliche Stück, welches auch bei andern Sauriern (*Zonurus*, *Phyllodactylus*,) sehr gering an Volum ist, hier ganz verloren gegangen zu sein, so dass also die beiden anderen Carpalia der zweiten Reihe dem zweiten und dritten des normalen Eidechsenecarpus entsprächen.

Ist der knöcherne Carpus der Schildkröten von dem der Eidechsen in seinen allgemeinsten Beziehungen durch sehr wesentliche Dinge verschieden, so ergeben sich bei speciellerer Betrachtung noch weiter gehende Unterschiede. Die Form der Carpusstücke der Schildkröten ist zwar nicht mehr so einfach wie bei den Amphibien, namentlich den Urodelen, und von den letzteren besonders bei *Emys*, *Chelydra* und *Testudo* durch bedeutendere Dickedurchmesser ausgezeichnet, aber es sind diese Stücke doch lange nicht so mannichfaltig gestaltet, und ihre Form ist weniger scharf und präcis in ihren Umrissen als die der Carpusstücke der Eidechsen. Die einzelnen Stücke sind, mit Ausnahme des grösseren Radiale und Ulnare, und wenn bei den anderen durch Verwachsungen nicht gleichfalls grössere Stücke erzeugt werden, wenig von einander verschieden, jedes einzelne Carpusstück ist bei zwar deutlich ausgeprägter polyedrischer Bildung nicht so charakteristisch in seinen Flächen und Winkeln als die einzelnen Carpusstücke der Eidechsen es sind, welche selbst bei noch ganz knorpeligem Zustande scharfe und

specifische Kanten und Flächen aufweisen. Wenn man in Erwägung zieht, dass der Carpus der Säugethiere (mit alleiniger Ausnahme der Cetaceen) dadurch gegen die Carpusbildung der Urodelen sich unterscheidet, und der indifferentere Zustand eines Skeletstückes gegen den differenzirteren eine niedere Stufe einnimmt, wird man nicht umhin können den Carpus der Eidechsen in der Formausbildung seiner einzelnen Stücke gegen den der Schildkröten höher zu stellen. Damit will ich aber in keiner Weise andeuten, dass von den Eidechsen her Anschlüsse an die höheren Wirbelthiere, nämlich die Säugethiere, sich ergeben, vielmehr bemerke ich ausdrücklich, dass ich in dem Fehlen des Intermedium — das wir bei den Säugethieren wieder auffinden werden — ein Verhältniss erkennen möchte, das die Annahme eines solchen Anschlusses geradezu verbietet. Aber auch von den Schildkröten her einen Uebergang abzuleiten, ist in Anbetracht der übrigen Organisation derselben verwerflich, und wenn im Carpus der Chelonier diese nämlichen Elemente in wesentlich denselben Beziehungen wie an der Handwurzel der Säugethiere vorhanden sind, so können wir daraus für die verwandtschaftlichen Beziehungen der Wirbelthiere nur soviel erkennen, dass die Chelonier näher an Formen stehen werden, aus denen die Säugethiere hervorgingen, als die Saurier der Jetztwelt, bei denen der Carpusbau sich vom indifferenten Zustande zwar weiter entfernt hat, aber in dieser Fortentwicklung eine Richtung einschlug, die von der zu den Säugethieren aufsteigenden Linie nicht unbeträchtlich divergirt.

Bezüglich der Textur der Carpuselemente verhalten sich die bisher betrachteten Abtheilungen gleichfalls voneinander verschieden. Die Eidechsen bieten in ihren Carpusstücken vorzugsweise verkalkten Knorpel, der mehr oder minder zahlreiche Markräume zeigt. Das die Amphibien charakterisirende Vorkommen grösserer mit Fettzellen gefüllter Räume innerhalb der verkalkten Knorpelmasse ist sehr selten, dagegen ist die Wandung der netzförmig verbundenen Markräume häufig mit einer Knochenschichte ausgekleidet, die als secundäre Ablagerung von dem Markraume selbst hervorging. Bei den Schildkröten ist jedes Knochenstück des Carpus von einem äusserst reichen Netzwerke von Markräumen durchzogen, so dass dadurch das Verhalten der Substantia spongiosa der Säugethierknochen im Kleinen gegeben erscheint. Alle Markräume sind mit knöchernen, aus concentrisch geschichteten Lamellen bestehenden Wandungen umgeben, die bis nahe an die Oberflächen des Stückes vorhanden sind. Dasselbst laufen die Markräume in die knorpelige, aussen hyalin bleibende, innen aber verkalkende Corticalschichte aus. Zwischen den geschichteten Wandungen der Markcanäle bleiben noch kleine Inseln von Knorpel auch in Mitte des Knochens bestehen, die jedoch nach und nach dadurch ossificiren, dass die Knorpelzellen in Knochenzellen sich umwan-

deln *). Der Carpus der Chelonier ist demnach von jenem der Saurier durch reichlichere Knochensubstanzbildung unterschieden, entfernt sich dadurch noch weiter von dem Carpus der urodelen Amphibien, dem er in anatomischer Hinsicht näher stand, und erhebt sich auch, da wir den knöchernen Zustand des Carpus in der höchsten Classe der Wirbelthiere am vollkommensten treffen, über den bei den Sauriern sich erhebenden Befund.

Wenn wir wissen, und aus dem bis jetzt vorgetragenen geht es schon zur Genüge hervor, dass die Unterschiede, welche der Carpus in seinem Baue, in der dazu verwendeten Zahl der Stücke, in den äusseren Formverhältnissen derselben, sowie auch in der Textur zeigt, innerhalb der kleineren Abtheilungen, wie z. B. jener die man als Familien zu bezeichnen pflegt, unbedeutender sind, als innerhalb der grössern Abtheilungen, wie der Ordnungen und der Classen, und wenn wir so auch in dem Carpus die Eigenthümlichkeiten der Abtheilung, von welcher Rang-classe sie auch sein mag, ebenso festgehalten sehen, wie sie an andern Theilen des Organismus sich bestimmt offenbaren, so werden wir nicht umhin können auf diese bisher nur sehr wenig beachteten, unterhalb der Säugethiere kaum näher gekannten Skelettheile einen eben so hohen Werth zu legen als er den übrigen Theilen des Knochengerüstes längst zuerkannt ist. Es werden Thiere deren Carpus-

*) Anmerkung. Die Verwandlung der in den Markcanal-Interstitien zurückgebliebenen Knorpelreste in Knochen ist nicht gar schwierig zu ermitteln. Man sieht stellenweise grössere Knorpelparthieen, homogene, auf dem Querschnitte netzförmig angeordnet erscheinende Zwischen-substanz mit Zellen. Erstere ist zwar von den benachbarten Faserknochenlamellen durch die Schichtung der letzteren verschieden, aber sonst von ganz gleichartiger Beschaffenheit, indem die Kalksalze gleichmässig in ihr vertheilt sind und nicht in Krümeln und Körnchen, wie es bei der Knorpelverkalkung meist der Fall ist, vorkommen. Die einzelnen einer Knorpelinsel angehörigen Zellen zeigen hin und wieder deutliche Kapseln mit innen angelagerten Verdickungsschichten. An mit Säuren behandelten Knochen ist das ganz deutlich. Die Contour der Kapsel ist ringsum erkennbar, und die Kapselwand ist bis auf ein kleines zackiges, oder ausgebuchtetes Lumen verdickt. In anderen ist das Lumen mit strahligen Ausläufern versehen, und würde von der Höhlung eines gewöhnlichen Knochenkörperchen nicht verschieden sein, wenn nicht andere in demselben Netze der Grundsubstanz liegende Zellen sich als Knorpelzellen unzweifelhaft bezeugten, und wenn nicht die noch vorhandene Kapselcontour eine andere Genese bezeugte. Als Untersuchungs-object diente Chelydra. Uebrigens ist, wie nebenbei hier bemerkt sein soll, nicht nur an anderen Knochen von Schildkröten dasselbe Verhalten zu treffen, sondern (wie auch Kölliker und Lieberkühn gezeigt haben) auch sonst, wenn auch nicht in der Ausdehnung wie es Lieberkühn wollte, zu finden.

bau von dem Carpusbaue jener, welchen man sie für nahestehend erachtete, bedeutend abweicht, wohl auf Grund dieses Umstandes anders beurtheilt werden müssen. In einem solchen Falle befindet sich nach meinem Dafürhalten die Gattung *Protorosaurus*.

Die uns erhaltenen Reste der von H. v. Meyer aufgestellten Gattung *Protorosaurus* wurden bekanntlich nach mannichfachen Schicksalen von Cuvier *) als den Monitoren ganz nahe verwandten Eidechsen angehörig angesehen, ja sogar derselben Gattung zugerechnet, da einzelne Skelettheile, Extremitätenknochen, Wirbel, mit denen des Monitor bis auf wenige Unterschiede, wie z. B. die grössere Länge der Dornfortsätze an den Rückenwirbeln, übereinkommen. Dass das thecodonte Gebiss dieser „Monitoren des Kupferschiefers“ wichtigere Unterschiede abgebe, ist später von H. v. Meyer gezeigt worden, aber gerade die sonst am meisten erhaltenen Theile, die Extremitäten, wurden nicht für verschieden befunden. Vergleicht man aber den Carpus mit dem der lebenden Eidechsen, so müssen sehr belangreiche Differenzen anerkannt werden. Bezüglich der Zahlenverhältnisse der Carpuselemente, worauf man bis jetzt allein Rücksicht genommen zu haben scheint, ist wenig bemerkenswerthes vorhanden. Es sind sieben bis höchstens neun Stücke wahrnehmbar, von denen eines oder das andere auf der Gesteinsmasse nur wie eine Andeutung erscheint. Neun Stücke sind in keinem der von H. v. Meyer **) genauer beschriebenen und abgebildeten Exemplare gleich deutlich vorhanden. Am vollständigsten erhielt sich die Lagerung der einzelnen Stücke sowohl in den gegenseitigen Beziehungen als zum Vorderarm und zur Mittelhand, in dem Link'schen Exemplare in Waldenburg. Fünf Stücke correspondiren ebensoviel Metacarpalien, und drei liegen darüber so dass zwei davon an die Vorderarmknochen stossen, und das dritte, dem Centrale ähnlich, zwischen jenen und den Stücken der zweiten Reihe liegt. Bei den andern Exemplaren lässt sich eine ähnliche Anordnung herausfinden. Das Carpale ⁴ trägt noch einen Theil des Metacarpale V, welches nur mit einer kleinen Fläche dem als Carpale ⁵ zu denkenden Stücke verbunden ist. Dieses letztere Stück — an dem Link'schen Exemplare — könnte man daher auch als Ulnare ansehen, zumal es wirklich mit der Ulna in Beziehung zu stehen scheint. Dann wäre aber ein Intermedium vorhanden. Bei den anderen Exemplaren ist je ein Metacarpale mit nur einem Carpale in Beziehung. Sehr

*) Oss. foss. vol. X. p. 110. 111. „On ne comptera donc plus les animaux de Spener et de Linck parmi les crocodiles, ne celui de Swedenborg parmi les guenous ou les sapajous; mais on les rangera tous parmi le monitors ou tupinambis.“

**) Zur Fauna der Vorwelt. Saurier aus dem Kupferschiefer der Zechsteinformation. fol. Frankfurt a/M. 1856.

deutlich erkennbar ist das in der von H. v. Meyer l. c. gegebenen Abbildung Taf. II. Fig. 1 eines Exemplars aus dem Kupferschiefer von Schweina. Von dem Vorhandensein eines Accessorium (Pisiforme des Menschen) liegt keine Andeutung vor. Die Knochen sind an Grösse nicht sehr voneinander verschieden. Sowohl am Link'schen Exemplare von *Protorosaurus Speneri*, wie an dem der Berliner Sammlung, welches einer anderen Art angehört (*Pr. macronyx*) ist das Carpale² das kleinste. Das Carpale⁵ (wenn meine obige Deutung richtig ist, was ich nicht zu behaupten wage) ist bei allen das grösste Stück. Bei keinem einzigen der von mir in Untersuchung gezogenen lebenden Saurier ist das der Fall, ebensowenig als bei den *Protorosaurus* Stücke vorkommen, die den grossen Radial- und Ulnar-Stücken der lebenden Saurier vergleichbar wären. Die in der ersten Reihe liegenden Stücke sind sämmtlich viel kleiner als die distalen Endflächen der Vorderarmknochen. Man könnte hier auf den Gedanken kommen, dass diese kleinen Stücke nur die Knochenkerne grösserer knorpelig gewesener Carpuselemente seien, und ich muss gestehen, dass in Anbetracht der nur wenig scharfen Abgrenzung dieser Theile solches mir nicht unwahrscheinlich ist, aber dann wird die Uebereinstimmung des Carpus mit dem der lebenden Saurier ebensowenig erwiesen, ja es entsteht erst eine rechte Verschiedenheit, da im Carpus der lebenden Saurier sehr früh sich Knorpelknochen erzeugt wird.

Prüft man noch die Gestaltverhältnisse der einzelnen Knochen des Carpus der *Protorosauri*, so findet man nur platte, rundliche, vieleckige Stücke, von welchen keines auch nur annähernd eine jener charakteristischen Gestalten besitzt, wie sie bei den lebenden Sauriern vorkommen und oben von mir dargelegt worden sind. Die platte Beschaffenheit in dem einen Falle contrastirt sehr stark mit dem meist sehr bedeutenden Dickedurchmesser der Knochen im anderen Falle. Auch besondere Gelenksculpturen, concave Flächen an einem, convexe Flächen am anderen Knochen, gehen dem Carpus der *Protorosauri* gänzlich ab, und wo, wie bei dem Link'schen Exemplare, die einzelnen Knochen noch in ihren natürlichen Beziehungen zu erkennen sind, stossen sie mit ebenen Seitenflächen aneinander. Endlich sei noch einer Eigenthümlichkeit gedacht, welche den Carpus der *Protorosauri* auszeichnet, es ist das die Vertiefung der Oberfläche der Knochen, welche namentlich bei den grösseren Stücken deutlich ist. Unter den Reptilien kommt eine solche Beschaffenheit nur den Cheloniern (*Chelonia*) zu, bei den Amphibien finde ich sie an trockenen Skeleten der Salamandrinen. Bei den letzteren entsteht die Vertiefung während des Eintrocknens durch ein Einsinken der verkalkten Oberfläche gegen den mit Fettzellen gefüllten, sich verkleinernden Binnenraum (Vergl. oben S. 26). Ob die Zustände des *Protorosaurus*-Carpus auf ähnliche Weise entstanden, vielleicht als eine Folge von Druck sich ergaben, wage ich nicht zu entscheiden. Genügt

doch schon das einfache Factum, um eine neue Verschiedenheit vom Carpus der lebenden Saurier aufzudecken. Somit findet sich im Baue des Carpus der Protorosauri keinerlei Einrichtung, welche einen Anschluss böte an den Carpus der Saurier der Jetztwelt, und es ist dadurch ein sehr triftiger Grund gegeben, nicht nur die ältere Cuvier'sche Ansicht *) von der nahen Verwandtschaft speciell mit den Varanen für unhaltbar zu erklären, sondern auch die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den lebenden Sauriern im Allgemeinen als sehr entfernte zu betrachten, wenn auch Mittelhand und Finger keine bedeutenden Verschiedenheiten aufweisen. Durch die Uebereinstimmung des Endabschnittes der Hand mit jenem der lebenden Saurier wird ja das Eigenthümliche des Carpus keineswegs aufgewogen, sondern es geht daraus nur das Eine hervor, dass an einer und derselben Extremität Bildungen gegeben sein können, die sonst nicht mehr zusammen vorkommen, indem die eine für einen niederen die andere für einen höheren Zustand charakteristisch wird.

Fragt man nun nach näher stehenden Carpusbildungen, so werden wir zu den Salamandrinen geführt, wo abgesehen von der in Folge des Fehlens eines Fingers verminderten Zahl der Stücke dieselben Formen und Verbindungsweisen bestehen, wie bei Protorosaurus. Wenn auch in manchem Einzelnen, wie z. B. im Verhalten der an den Vorderarm sich anschliessenden Carpusknochen einige nicht einmal genau zu bestimmende Verschiedenheiten vorkommen, so ist doch gerade die Form und die Anfügung der Stücke an den Metacarpus ganz wie bei den Salamandrinen. Ich trage daher kein Bedenken, die Protorosauri für eine noch indifferente Wirbelthierform zu erklären, bei welcher in der Extremitätenbildung (denn auch für den Fuss werde ich Aehnliches nachweisen können) Eigenschaften der heutigen geschwänzten Amphibien mit denen der Reptilien verbunden sind,

*) Anmerkung. Auch Pictet stützt sich noch auf die Uebereinstimmung der Extremitäten mit denen der Varanen: „Les pieds, qui sont tres bien conservés, sont tout à fait ceux des monitors.“ *Traité de paléontologie. Sec. edit. Tome I. Paris 1853. p. 501.* — Da Pictet nicht etwa noch von Hinterfüssen spricht, scheint er unter „pieds“ auch die Vorderfüsse mit zu verstehen, und in diesem letzteren Sinne kann die Aehnlichkeit nur auf die Mittelhand und die Finger sich beziehen, welche allerdings mit denen der Monitoren, aber ebensosehr mit jenen der meisten übrigen Saurier übereinkommen. —

Dass auch die Vorderarmknochen der Protorosauri mit denen der Eidechsen nur die allgemeinste Aehnlichkeit besitzen, wird Jeder, der eine Vergleichung darüber anstellen mag, zugeben, es sind gedrungene, unten wie oben verdickte Formen, die nichts von der Schlankheit des Vorderarmskelets der lebenden Saurier besitzen, und die auf keinen Fall am distalen Ende auseinanderwichen, um den Carpus zwischen sich zu fassen, wie das bei den Sauriern der Gegenwart (mit Ausnahme von *Chamaeleo*) der Fall ist.

denen also eine unterhalb der Reptilien der Gegenwart stehende Stufe wird angewiesen werden müssen.

Eine noch eigenthümlichere Handform bieten die Enaliosaurier dar, bei welchen es für jetzt noch nicht möglich ist den Einklang mit den über den Fischen stehenden Wirbelthieren herzustellen, vielleicht ist das ebendeshalb der Fall weil hier manches noch fischähnlich ist, so dass hier einmal ein Anknüpfungspunct gegen diese vielgestaltige Classe hin gefunden werden kann. Als solche jedoch mehr allgemeine Beziehungen müssen folgende Verhältnisse hervorgehoben werden: Gleichartigkeit der Skeletstücke der vorderen Extremität jenseits des Humerus bei Ichthyosaurus, jenseits des Carpus bei Plesiosaurus; Vermehrung der Strahlen der Extremität bei Ichthyosaurus, und in beiden Gattungen Vermehrung der Glieder dieser Strahlen, weit über die, bei den über den Fischen stehenden Säugethiere ersichtlichen Normen *).

Dagegen vermag die Einsicht in die Anlage der vorderen Extremität der Amphibien doch auch für die Enaliosaurier einiges über die bis jetzt geläufigen Anschauungen hinausgehende zu fördern. Bei Ichthyosaurus sieht man auf den unzweifelhaften Humerus zwei breite, flache Knochenstücke folgen, die von Cuvier **) als Knochen des Vorderarms gedeutet wurden, die durch ihre Gestalt und Beziehungen gewissermassen noch mit in den Carpus mit übergenommen sind und die erste Reihe desselben bilden. Darauf folgen drei Stücke als erste Reihe des wirklichen Carpus. Sie entsprechen vollständig dem Radiale, Intermedium und Ulnare der ungeschwänzten Amphibien, und dürfen gewiss in dieser Weise gedeutet werden, während für die nächste aus vier Stücken bestehende Querreihe, die Cuvier gleichfalls zum Carpus gehörig ansieht, keine bestimmte Erklärung zur Zeit gefunden werden kann. Zwischen dieser Querreihe und der folgenden besteht keinerlei Grenze, es ist vielmehr ein ganz allmählicher Uebergang in die Ordnungen der Längsreihenstücke der Flosse vorhanden, die auch durch Dichotomie an die Weichflossenstrahlen der Fische erinnern. Eine specielle Deutung ist daher unausführbar. In der Vorderextremität der Ichthyosauri ist eben ein Scheidungsprocess der Handbildung der höheren Wirbelthiere und der Flossenbildung der Fische gegeben.

*) Anmerkung. Man hat durch diese Vermehrung der Gliederzahl der Finger wie durch die Aehnlichkeit der Gestaltung der Arm- und Handknochen geleitet, die Flossen der Enaliosaurier jenen der Wale zur Seite gestellt, allein es geht diese Aehnlichkeit nicht über das Allgemeinste durch die Flossennatur bedingte hinaus und jede Vergleichung der einzelnen Stücke scheitert schon in der zweiten Reihe des Carpus.

**) Oss. foss. vol. X. p. 437.

und Alles was jenseits der drei genannten Stücke des Carpus liegt, kann nur als Flosse beurtheilt werden.

Bei Plesiosaurus ist die Scheidung weiter gediehen. Vorderarmknochen tragen nicht mehr den Charakter indifferenten mosaikartig angeordneter Carpalstücke. Von den letzteren sind zwei Reihen, eine zu drei, die andere zu vier Stücken unterscheidbar. Sie sind alle von den Metacarpus- und Phalangenstücken unterscheidbar. Der Carpus hat sich hier aus der Flosse vollständig differenzirt, die drei der ersten Reihe weisen wiederum auf die Gleichartigkeit mit den Amphibien hin. Ob das von Cuvier*) dieser Reihe zugewiesene vierte Stück wirklich als Pisi-forme anzusehen ist, wage ich nicht zu entscheiden, und ebenso wenig kann ich auf die Erklärung der übrigen Stücke eingehen, von denen mir nicht sicher scheint, ob die kleineren nicht blosse Knochenkerne grösserer knorpeliger Carpalien waren. Der Umstand, dass sich in den Ueberresten der Thiere der Vorzeit nur die knöchernen Theile des Skeletes erhielten, legt uns besondere Vorsicht auf, gerade bei der Beurtheilung von Amphibien- oder Reptilienformen, von denen wir wissen, dass auch bei den lebenden Repräsentanten noch viele und nicht die unwichtigsten Skelettheile des Carpus wie des Tarsus in dem leicht vergänglichen Zustande des Knorpels vorhanden sind.

Es erübrigt noch die Untersuchung der Crocodile, die ich hier unter den Reptilien zuletzt stelle, da ihre Handwurzel am meisten von den Zuständen abweicht, welche uns den Ausgangspunct boten. Dass bei den Crocodilen unter den Reptilien der am wenigsten vollständige Carpus vorhanden sei, hat Cuvier bereits erkannt, allein, wie wir sehen werden nur unvollständig, und ohne dass eine Beziehung zu den Carpusbildungen anderer Reptilien herzustellen versucht worden wäre. Cuvier findet nur vier Knochenstücke, die in der ersten Auflage der „Leçons sur l'anatomie comparée“ nur ganz kurz aufgezählt sind, später, in der zweiten Auflage, genauer und besonders in ihren gegenseitigen Beziehungen vorgeführt wurden. In den „Ossements fossiles“ endlich treffen wir den im Wesentlichen mit den ersten Angaben übereinstimmenden Text noch durch eine Figur im Atlas erläutert. Ueberall werden vier Knochen angegeben, von denen zwei, ein radialer und ein cubitaler der ersten Reihe angehören: ein dritter dem ulnaren Carpusknochen wie der Ulna angefügter „kann als eine Art Erbsenbein betrachtet werden“. Endlich ist nach Cuvier ein vierter, linsenförmiger zwischen dem Ulnare und dem Meta-

*) Oss. foss. vol. X. p. 460.

carpale des zweiten und dritten Fingers eingelagert. Offenbar liegt hier ein Irrthum in der Aufzählung der Finger vor, denn derselbe Knochen befindet sich in der von Cuvier gegebenen Abbildung *) zwischen dem dritten und vierten Metacarpale, und mit ihm verbindet sich eher noch das fünfte als das zweite Metacarpusstück.

Nach Meckel **) besitzen die Crocodile eine viel grössere Anzahl von Carpusstücken, indem zu den auch von Cuvier für die erste Reihe angegebenen, noch vier der vorderen Reihe angehörige hinzukommen sollen. Von diesen an die Mittelhand stossenden Knochen soll der zweite und grösste dem zweiten und dritten Metacarpale entsprechen. Diesen letzteren Angaben pflichtet nach eigener Anschauung Stannius ***) im wesentlichen bei, so dass also eine Aufklärung dieser Differenzen nur durch eine neue Untersuchung des Objectes selbst zu erwarten ist.

Mir sind zunächst die Verhältnisse des Carpus von Alligator sowohl an Erwachsenen als an jungen Individuen näher bekannt geworden, und ich kann nach diesen keine der beiden oben angeführten sich widersprechenden Angaben bestätigen. Das Pisiforme (mein Accessorium) mit eingerechnet finde ich sechs discrete Stücke. Das grösste vom Radius getragene (Taf. III. Fig. 1. r) hat im Ganzen die Gestalt die Cuvier und Andere dem gleichen Knochen zuschreiben, es ist in der Mitte seiner Länge eingeschnürt, oben und unten verbreitert, oben mit einer zur Aufnahme des Radius dienenden seichten Vertiefung versehen, unten dagegen gewölbt. Seitlich an ihm liegt ein fast um ein Viertel kleinerer Knochen (u) von gleicher Gestalt, er entspricht der Ulna, ist aber von dieser am äusseren Carpusrande um etwas wenigens durch das keilförmig gestaltete Accessorium (das Pisiforme Cuvier's) getrennt. Mit diesem ulnaren Knochen (os cubitale Cuv.) verbindet sich mittels einer pfannenartigen Vertiefung ein breites erst spät und dann unvollständig ossificirendes Stück (os quatrième du carpe Cuv.), welches an seiner convexen distalen Fläche einen Theil des zweiten, dann das dritte, vierte und fünfte Metacarpale trägt. An trockenen Skeleten hat dieses Stück eine geringere Ausdehnung, indem die das zweite und fünfte Metacarpale tragenden Parthieen, welche grösstentheils aus Knorpel bestehen, dann eingeschrumpft sind. Junge, 1 Fuss lange Exemplare von Alligator lucius besitzen dieses Stück fast ganz aus Knorpel und

*) op. cit. Pl. 232. Fig. 13.

**) System d. vergl. Anatomie. II. S. 462.

***). Handb. d. vergl. Anat. der Wirbelthiere. Berlin 1846. S. 144. Anm. 3. und Handb. d. Zootomie (Zootomie der Amphibien). Berl. 1856. S. 83. An diesem letzteren Orte sind die Angaben etwas von denen am früheren verschieden, worauf ich später zurückkommen werde.

mit einem rundlichen, dem Metacarpale III entsprechenden Knochenkerne versehen. Dasselbe finde ich bei jungen Individuen der Gattung *Crocodylus*.

Aehnlich diesem Stücke, nur schmaler und um mehr als die Hälfte dünner, findet man dem Radiale ein fünftes Carpusstück angefügt. Es trägt das erste Metacarpale und legt sich noch über eine Strecke des vorhin beschriebenen Stückes hinweg. Bei jungen Exemplaren ist es verhältnissmässig grösser als bei alten, und an trockenen Skeleten ist es, da es nur ganz wenig verkalkte Masse besitzt, völlig eingeschrumpft und kaum zu erkennen. In frischem Zustande tritt es durch die ganze Dicke des Carpus hindurch und trennt den Metacarpus vom Radiale. Der knorpeligen Beschaffenheit dieses Stückes ist es wohl zuzuschreiben, dass sowohl Cuvier als auch Tiedemann*) in der Darstellung von Crocodilhänden, die sonst im Wesentlichen mit den von mir gesehenen übereinkommen, es übersehen haben.

Die geschilderten Carpustheile sind an Weichpräparaten sehr leicht an der Oberfläche des Carpus wahrzunehmen, und scheinen bei solcher Betrachtung die einzigen zu sein. Unter dem an das Radiale (Fig. 1 B_r.) angefügten Knorpelstücke (c) liegt aber noch ein fünftes resp. sechstes Carpalstück. Mit der Basis des Metacarpale I. hängt nämlich noch ein kleineres Knorpelstück (x) mittelst einer dünnen Lamelle zusammen, welches nach vorn scharf auslaufend, hinten dicker werdend zwischen die beiden Stücke der zweiten Reihe sich einschiebt, und die Unterfläche derselben zu einer Ebene vervollständigt. Es trägt dieses Stück einen Theil der Basalfläche des Metacarpale II.

Das letzterwähnte verborgene Carpusstück ist für die Deutung des ganzen Carpus von grösster Wichtigkeit. Obgleich ich es nur bei Alligator auffand, zweifle ich nicht daran, dass es auch den Crocodilen zukommt, deren Handskelet sonst gar nichts vom Alligator Verschiedenes bietet.

Welche Deutung den einzelnen Stücken gegeben werden müsse, gehört zu den schwierigeren Fragen, da alle Theile offenbar in ganz anderen Form- und Volumsverhältnissen als bei den Schildkröten und Eidechsen entfaltet sind, und auch ein Auffinden von Uebergängen zu jenen bis jetzt noch nicht geglückt ist. Für die erste Reihe liegen verhältnissmässig mindere Schwierigkeiten vor. Das grosse an den Radius gefügte Stück wird dem Radiale der übrigen Reptilien, das kleinere Ulnare dem Ulnare der Eidechsen homolog sein, da kein Knochen vorhanden ist, der einem Intermedium entspräche. Das dritte mehr an der Oberfläche der Hand an Ulna und Ulnare gelagerte Stück, welches mit der zweiten Carpalreihe in keiner Weise

*) Tiedemann, Oppel und Liboschitz. Naturgeschichte der Amphibien. fol. München 1817. Taf. II.

n Verbindung steht, und überdies noch die Sehnen ulnarer Beugemuskeln aufnimmt, kann nur als accessorisches Stück gelten, als welches es schon von Cuvier angesehen ward. Eigenthümlich ist die beträchtliche Vergrösserung des Radiale, welches wie auch das Ulnare den äusserlichen Charakter eines „Röhrenknochen“ trägt. Man könnte aus diesem vergrösserten Volum des Radiale schliessen, dass es das Intermedium aufgenommen habe, dass also im Vergleiche zu den Salamandrinen etc. andere Vorgänge obgewaltet hätten. Eine solche nur auf das Volum eines Knochens und nicht auf den das Volum bedingenden thatsächlichen Vorgang gestützte Annahme muss aber als grundlos zurückgewiesen werden. Ueberdies liegen noch Thatsachen vor, welche mit der starken Ausbildung des Radiale und der geringen Entwicklung des Ulnare offenbar in Zusammenhang stehen. Es ist das die stärkere Entwicklung des ganzen Radialtheiles der Hand im Gegensatz zum ulnaren. Ein Blick auf Taf. III. Fig. 1 A. und Fig. 2 wird zur Erkenntniss dieses Verhaltens genügen.

Es liegt also nicht einmal eine entfernte Nothwendigkeit vor, die Grösse des Radiale aus einem Verschmelzungsvorgange erklären zu müssen, und wir können begreifen, dass das Radiale, wenn es auch ursprünglich der kleinere Knochen gewesen, mit der ungleichen Entwicklung der übrigen in gleichen Vorgang eintrat, und so allmählich das Uebergewicht über das Ulnare erlangt hat. Wenn auch selbstverständlich die Verbindung des Intermedium mit dem Ulnare hier nicht mehr nachweisbar ist, so sind doch gewiss noch dieselben Gründe, die diese Verschmelzung bei vielen Amphibien festhalten liessen, in Kraft geblieben, und lassen auch hier das Ulnare noch das Intermedium mit einschliessend ansehen. In dieser Hinsicht kann das Verhältniss des Crocodilcarpus zu den niederen Formen so gedacht werden, dass die drei primordialen Stücke auch jenem zu Grunde liegen. Ulnare und Intermedium verschmelzen, um dann nur einen auch in der ersten Anlage einheitlichen Knochen vorzustellen, der, anfänglich grösser als das Radiale, später mit der Ausbildung des radialen Uebergewichtes zurücktrat, um schliesslich unter Fortsetzung dieses Vorganges dem Radiale für allemal den Vorrang zu lassen.

Die auf die beiden grösseren Stücke der ersten Reihe folgenden, könnten beim ersten Blicke als Repräsentanten der Carpalia der zweiten Reihe genommen werden, so dass ein Centrale fehlte, das erste knorpelige Carpalstück zwei, das andere theilweise verknöchernde dagegen drei Metacarpalia trüge. Zieht man aber in Betracht, dass unter dem Knorpelstücke *c* (Taf. III. Figg. 1, 2) noch ein anderes Stück verborgen ist, welches, sowohl Cuvier als Meckel u. A. unbekannt geblieben, theils dem ersten Mittelhandknochen sich verbindet, theils dem zweiten sich angelenkt hat, so kann nicht daran gedacht werden, den genannten Knorpel *c* der zweiten Reihe zuzuzählen. Als Repräsentant der zweiten Reihe ist nur der ver-

borgenliegende, vorn und hinten von *c* überragte, und dann der ulnarwärts gelagerte ossificirende Knorpel *ca* anzusehen. Der letztere zeigt auch die Nichtzugehörigkeit von *c* zur zweiten Reihe dadurch an, dass er sich eine Strecke weit unter *c* radialwärts verschiebt, und letzteres dadurch vom Metacarpus auf eine grössere Ausdehnung hin trennt. (Vergl. Taf. III. Fig. 1 A. B.) Indem der kleinere verborgene Knorpel noch an *ca* stösst, setzt er das *c* vom Metacarpus abschliessende Verhältniss fort, und würde bei einer geringeren Ausdehnung der beiden ersten Metacarpalbasen die letzteren vollständig von *c* trennen. Zur Erklärung dieser Beziehungen habe ich das auf Taf. III. Fig. 1. B dargestellte schematische Bild eines Längsdurchschnittes des Alligatorcarpus gegeben, wo *x* den von *c* überdeckten Knorpel vorstellt. Es ist also nur das den Crocodilen eigenthümliche wieder mit der stärkeren Entwicklung der Radialseite der Hand im Zusammenhange stehende Breiteverhältniss der Metacarpalbasen, wodurch eine vollständige Trennung des Knorpelstücks *c* vom Metacarpus verhindert wird. Wenn nun das Stück *c* nicht zur zweiten Reihe des Carpus zu zählen ist, so kann es, da es auch der ersten nicht angehört, nur zwischen beide Reihen eingeschaltet gedacht werden, welches Lagerungsverhältniss dahin führt, *c* als Centrale zu deuten. Seine Lagerung am inneren Handrande entspricht der Verbreiterung des Stückes, und seine Beziehungen zu den übrigen Carpustheilen sind sonst in der Hauptsache ganz dieselben, die das Centrale bei den Amphibien wie bei den Schildkröten und Eidechsen besitzt. Hinsichtlich der beiden letzten Theile des Carpus kann kein Zweifel sein, dass sie allen fünf sonst discret vorhandenen Carpalstücken der zweiten Reihe entsprechen, so dass das erste (Fig. 1. B *x*.) einem ersten und zweiten, das zweite (*ca*) einem dritten, vierten und fünften Carpale homolog ist, welche ein einziges Stück bilden wie bei den ungeschwänzten Amphibien.

Das von mir bei *Alligator lucius* ausführlicher untersuchte und beschriebene Verhalten des Carpus, welches ich, soweit ich die Gattung *Crocodylus* (*Cr. biporcatus* und *niloticus*) untersucht habe, auch für diese bestätigt finde, stimmt am meisten mit den Angaben Cuvier's überein, wenn man in Erwägung zieht, dass dieselben wohl auf trockene, die Verhältnisse der Knorpelstücke nicht erkennen lassende Skelete begründet sein mochten. Dass letzteres der Fall war, geht auch aus der bezüglichen Abbildung der Crocodilhand im Atlas (Planche 232. Fig. 13) der „*Ossemens fossiles*“ hervor, wo überdies das Accessorium in einer ganz unnatürlichen Lage sich findet. Etwas deutlicher sind die Verhältnisse zu erkennen in der Abbildung, die A. Camper*) vom Carpus eines Crocodils gegeben hat. Während sich die Cuvier'schen Angaben aus ungenügendem Untersuchungsmaterial

*) Annales du Museum. T. XIX. Paris 1812. Pl. 13. Fig. 22.

erklären lassen, vermag ich nicht anzugeben, auf welcher Basis die Angaben Meckel's bezüglich des Vorkommens von vier Stücken in der zweiten Reihe, sowie die von Stannius über das Vorhandensein von drei bis fünf solcher Stücke beruhen. Ich habe von diesen Theilen ebensowenig gesehen, als von einem zwischen beiden grösseren Knochen der ersten Reihe liegenden „Os lunatum“, welches von letztgenanntem Autor *) angegeben wird.

Wie aus dem Vorkommen der beiden grossen Knochenstücke der ersten Reihe bei den gavialartigen Mystriosauriern zu schliessen ist, hatten diese Reptilien einen dem der lebenden Crocodilinen ganz ähnlichen Carpusbau. Aus dieser Uebereinstimmung des Ulnare und Radiale sowie des den äusseren Carpalstücken der zweiten Reihe entsprechenden Knochenkerns darf man folgern, dass auch die knorpeligen Theile des Carpus in gleicher Weise wie bei den heutigen Crocodilinen ergänzend vorhanden waren.

Begeben wir uns, nachdem die anatomischen Thatsachen festgestellt, zu einer vergleichenden Betrachtung des Carpusbaues der Crocodile, mit Berücksichtigung der bisher untersuchten Reptilien, so finden wir vor Allem zwei Verhältnisse deutlich ausgesprochen. Eine beträchtliche Entwicklung der Knochen der ersten Reihe und eine Reduction der der zweiten Reihe zukommenden Stücke. Die Knochen der ersten Reihe (Radiale und Ulnare) sind nicht nur in ganz beträchtlicher, besonders am Radiale sich äussernder Volumsentwicklung, sondern auch in ihrer histiologischen Beziehung ausgezeichnet, indem sie, gleich den langen Röhrenknochen, eine periostale Knochenlage aufweisen, die den Carpuselementen der übrigen Reptilien, etwa die langen Carpusknochen der Seeschildkröten abgerechnet, mangelt. Durch alle diese Verhältnisse entfernt sich der Carpusbau der Crocodile viel weiter von den Zuständen, die wir zum Ausgang unserer Untersuchung gewählt haben, als der aller übrigen Reptilien, und dieser Satz wird auch durch den Befund der zweiten Reihe bestätigt. Die bei Schildkröten und Eidechsen zum grössten Theil völlig discreten Carpalia, an welche die entsprechenden Metacarpalia sich anfügen, sind nur durch zwei grossentheils knorpelig bleibende Stücke vertreten, die sich nicht weiter differenziren, und von denen nur das eine eine regelmässige, im Innern einnehmende Verknöcherung zeigt. Indem so der ulnare Abschnitt der Hand nicht mit selbständigen Carpuselementen articulirt, verliert er offenbar auch an Bedeutung und es ist gewiss eine damit im engsten Zusammenhang stehende Erscheinung, dass die beiden letzten Finger keine Krallen tragen,

*) Zootomie der Amphibien. S. 83. Dass damit das Accessorium, Cuvier's Pisiforme, gemeint sein sollte, ist zwar möglich, allein dann müsste man annehmen, dass Stannius die Theile in ganz unnatürlicher Lage vor sich gehabt hätte.

schwächer entwickelte Phalangen besitzen (die Endphalangen sind sogar nur knorpelig), und dass endlich der vierte und fünfte Finger ein Phalangenstück weniger besitzt als der entsprechende Finger der Eidechsen. *) Bei Alligator ist die ulnare Verkümmern schon am Ende des dritten Fingers bemerkbar, indem die letzten Glieder beträchtlich schlanker sind als jene des ersten und zweiten Fingers, und so die Verhältnisse des zweiten und vierten Fingers vermitteln. Es wird also hierin wiederum eine Beziehung zum Armskelete der Vögel erkannt werden dürfen, so dass die Summe der verwandtschaftlichen Verhältnisse zwischen beiderlei Abtheilungen keine ganz geringe ist. Dazu kommt noch der Umstand, dass die Verbindung der Vorderarmknochen mit Humerus und Carpus auf die gleiche von den übrigen näher stehenden Thieren abweichende Weise geschieht, indem Radius und Ulna am Ellbogen- und Handgelenk selbständige Charniere besitzen, sich somit aneinander verschieben. **)

Einen Theil der bei den Crocodilen gesehenen Eigenthümlichkeiten sehen wir wieder im Handskelete der Vögel. Der Carpus bietet in dieser Classe mit Ausnahme des Apteryx und des neuholländischen Casuar, die nur einen einzigen Carpusknochen besitzen, bekanntlich zwei Stücke dar, von welchen das eine (Taf. II. Fig. 3. r) dem Radius, das andere (u) der Ulna angerügt ist. Wir könnten sie einfach als Ulnare und Radiale bezeichnen, und damit ausdrücken, dass wir sie den auch bei Reptilien und Amphibien so genannten Knochen für homolog erachten. Da sie aber die einzigen Stücke des Carpus sind, also den ganzen in den unteren Formen der Handbildung aus neun discreten Stücken bestehenden Skeletabschnitt der Handwurzel repräsentiren, so entsteht die Frage, ob die im Vogelcarpus gegebene Reduction aus einer Verschmelzung mehrerer Stücke zu Einem (wie solches in mehrfachen Beispielen bereits oben von mir nachgewiesen ward), oder durch das allmähliche Verkümmern und endliche Ausfallen einzelner Stücke zu Stande kam. Die Untersuchung der Entwicklung der Vorderextremität der Vögel, wie

*) Anmerkung. Während die Gliederzahl der Finger der fünffingrigen Eidechsen folgende ist:

I.	II.	III.	IV.	V.
2	3	4	5	4

ist die der Crocodile folgende:

I.	II.	III.	IV.	V.
2	3	4	4	3.

**) Anmerkung. Auf das Vorkommen dieser Einrichtung bei Vögeln und Crocodilen hat Henke aufmerksam gemacht. Handb. d. Anatomie und Mechanik der Gelenke. Leipzig und Heidelberg 1863. S. 25.

ich sie vornehmlich am Hühnchen angestellt habe, giebt auf beide Fragen keine befriedigende Antwort. Es sind schon zu der Zeit der ersten Differenzirung des Knorpelskelets nur jene zwei Stücke vorhanden, und an diesen Anlagen keinerlei Spuren einer Verschmelzung erkennbar, so dass wir also nur durch die Vergleichung mit der zunächst unter den Vögeln stehenden Thierclassen zur Beurtheilung des Vogelcarpus dienende Anhaltspunkte erhoffen dürfen. Es sind aber unter den Reptilien nur die Crocodile, die eine Verkümmernng des Carpus aufweisen, und zwar in einer Weise, die dem bei den Vögeln vorhandenen Zustande entspricht. Radiale und Ulnare bilden den Haupttheil des Carpus der Crocodile, und an der Stelle einzelner die Metacarpalien tragender Stücke der zweiten Reihe sind nur zwei Knorpelstücke vorhanden, von denen das eine, kleinere von dem gleichfalls knorpelig bleibenden Centrale bedeckt wird. Ich habe hinsichtlich dieser letzteren oben auseinandergesetzt, dass wir sie als einen in der Rückbildung begriffenen Abschnitt des Carpus anzusehen haben, in welchem einmal die den Metacarpalien entsprechenden Stücke sich nicht mehr differenziren, und dann sowohl an Volum als an Textur auf niedriger Stufe bleiben. In voller Entwicklung sind daher auch bei den Crocodilen nur zwei Stücke des Carpus, wenn wir wie geziemend das Accessorium nicht mit in Betracht ziehen.

Wir können somit sagen, dass in dem Vogelcarpus das bei den Crocodilen bereits angebahnte Verhalten ausgeführt ist, und vermögen von den übrigen Reptilien aus durch die Crocodile zu den Vögeln eine Entwicklungsreihe zu führen, welche freilich manche, durch die ganz geringe Kenntniss der untergegangenen Formen nothwendig entstandene Lücke aufweist. Wir müssen aber auch hier berücksichtigen, dass in jenen einander verwandten Zuständen, die wir aneinanderreihen müssen, weil uns die sie unmittelbar verbindenden Formen abgehen, uns nur die Endpunkte auf sehr differenten Stufen stehender Entwicklungsreihen vorliegen, deren in längst vergangenen Zeiten vorhanden gewesene innigere Verknüpfungen uns thatsächlich unbekannt sind. *)

*) Anmerkung. Die Ableitung der Verwandtschaftsverhältnisse des Baues der Organismen führt häufig auf ein Gebiet, auf dem sich ebensogrosse Wahrheiten erschliessen, als uns Irrthümer daselbst umstricken können, und nicht minder gross sind die Missverständnisse, die aus nur kurzen Andeutungen über jene Verhältnisse entspringen.

Eine ausführlichere Darlegung der oben angeführten Anschauung ist daher gewiss am Platze. Ich habe oben von Verwandtschaft der Crocodile mit den Vögeln gesprochen, von einer Ableitung der bei den Vögeln vorhandenen Organisation des Carpus von jenem der Crocodile, woraus man leicht schliessen könnte, dass ich die Vögel überhaupt als eine aus den Crocodilen hervorgegangene Lebensform mir dächte, beide einer und derselben continuirlichen Reihe angehörig, und zwischen beiden zahlreiche Uebergangsformen, die ausgestorben und deren Reste noch unbe-

Dass aber die vorgeführte Vergleichung des Carpus die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Handbildung keineswegs erschöpft hat, lehrt die nähere Untersuchung des Metacarpus und der Finger. Ich habe oben auf die Verkümmernng des ulnaren Handabschnittes der Crocodile hingewiesen. Bei den Vögeln fehlt bekanntlich der ganze ulnare Abschnitt. Vom Metacarpus entwickeln sich nur drei mehr oder minder miteinander verschmelzende Stücke. Sie sind bei Embryen ganz deutlich getrennte, isolirbare Knorpelstücke, die am carpalen Ende meist ganz innig miteinander verwachsen, und von denen das erste, kleinste Stück den beiden anderen längeren, in der Mitte ihrer Länge häufig voneinander getrennt bleibenden so sich anfügt, dass man bei blosser Kenntniss der ausgebildeten Vogelhand das erste meist einzige Glied des Daumens für das Metacarpale pollicis selbst halten könnte. (Vergl. Taf. III. Fig. 3.)

Tiedemann *) lässt den Metacarpus der Vögel nur aus zwei Knochen entstehen, und sieht den aus dem Metacarpale I gebildeten Abschnitt des gesammten Metacarpus mit Wiedemann als eine blosse Apophyse an. v. Baer **) hat dann zuerst das richtige Verhalten der Handbildung der Vögel treffend nachgewiesen, und auch auf die vor der Phalangenentwicklung stattfindende Bildung des Metacarpus aufmerksam gemacht.

Bei manchen Vögeln bleibt das Metacarpale I an einem distalen Ende eine Strecke weit frei, und ist auch am verschmolzenen Metacarpus leicht als selbständiges Skelettheil noch unterscheidbar, in keiner Weise wie eine blosse radiale Apophyse des Metacarpus sich darstellend, so z. B. bei Struthio, noch mehr bei Colymbus, wo es zugleich eine ansehnliche Länge erreicht. Diese drei schon bei Cuvier ***) als selbständige Stücke angegebenen Metacarpalien nehmen ulnarwärts

kannt sind. Das kann aber nicht meine Meinung sein, denn wenn auch bei den Crocodilen so manche bei den Vögeln wiederkehrende Organisation sich findet, so ergeben sich ebensolche verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Vögeln und anderen Reptilienabtheilungen, und es ist für jetzt noch schwer, wenn nicht ganz unmöglich, zu sagen, welche Einrichtung für die Erkennung eines näheren Verwandtschaftsgrades den Ausschlag giebt. An der Erkenntniss jener verwandtschaftlichen Beziehungen festhaltend, möchte ich daher aus jenen Thatsachen nur den Schluss ziehen, dass die Crocodile und die Vögel von einander sehr nahe stehenden Geschöpfen ihre Abstammung ableiten, dass das beiden Gemeinsame aus einem für beide die Grundform abgebenden Zustande mit herübergenommen ist, und in einer für jede Reihe eigenthümlichen Weise unter mannichfachen Wandelungen sich verschiedengradig weitergebildet hat.

*) Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Bd. I. Heidelberg 1810. S. 240.

**) Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Erster Theil. Königsberg 1828. S. 94.

***) Leçons. Sec. Ed. T. I. p. 438.

an Länge zu. Das erste ist schon oben als das kleinste bezeichnet, das zweite und dritte wird gewöhnlich von gleicher Länge angegeben. Dem ist aber nicht so, vielmehr ist das dritte als das längste anzusehen, wenn es sich auch nicht über das Ende des zweiten hinaus erstreckt. (Vergl. Taf. III. Fig. 3). Es beschreibt einen gegen die Ulnarseite der Hand convexen Bogen und legt sich dann mit seinem Capitulum an das Capitulum des zweiten Metacarpale an, daselbst wieder mit diesem verwachsend. Diese offenbare Verlängerung des Metacarpale III ist mit einer schon beim Embryon erkennbaren dünneren, schlankeren Beschaffenheit verbunden, wodurch dieses Stück namentlich an der Hand der erwachsenen Vögel ganz beträchtlich gegen das starke Metacarpale II contrastirt.

Bei den Eidechsen wie bei den Crocodilen ist das Längenverhältniss der Metacarpusknochen ein ähnliches, die Länge nimmt gegen den dritten zu, aber während bei den Eidechsen der dritte Metacarpus ebenso stark ist wie der zweite, ist bei den Crocodilen der dritte etwas schlanker. Am meisten ist das bei *Crocodilus biporcatus* ersichtlich,*) weniger finde ich es bei *Alligator lucius* ausgedrückt. Wie bei den Crocodilen der relativ geringere Dickedurchmesser der drei ulnaren Metacarpalien, die auch an den Phalangen der Finger wahrnehmbare Verkümmerung der Ulnarseite ausspricht, so ist auch das schwache Metacarpale III der Vögel auf die gleiche Erscheinung zu deuten. Der vierte und fünfte Metacarpusknochen fehlt da gänzlich und am dritten Finger entwickelt sich nicht mehr als ein einziges Glied. Dieser letztere Umstand ist besonders deswegen von Wichtigkeit, weil dem dritten Finger der meisten Reptilien vier Glieder zukommen, während der erste nur zwei, der zweite nur drei besitzt. Die letztern Zahlenverhältnisse kehren auch bei den Vögeln wieder, wenn auch nicht bei allen, und dann besitzt der Daumen und der zweite Finger ein Nagelglied. Ein solches findet sich bekanntlich an den beiden ersten Fingern der straussartigen Vögel, dann vieler Stelz- und Schwimmvögel. Wenn wir aber auf die constanten Grössenverhältnisse der Metacarpalien der Vögel, wie geziemend, einigen Werth legen, so können wir daraus in Vergleichung mit der Mittelhand der Crocodile den Schluss ziehen, dass die drei vorhandenen Finger der Vogelhand dem ersten, zweiten und dritten der fünffingrigen Reptilien entsprechen, dass also der Ausfall nur an der Ulnarseite und nicht auch gleichzeitig an der Radialseite stattfand. Diese letztere Deutung ward von Owen**) gegeben, der wohl durch das Verhalten der Hinterextremität, vielleicht auch durch die Reduction der Gliederzahl des dritten Fingers

*) vergl. Cuvier, Ossements fossiles. Pl. 232. Fig. 13.

**) On the Archetype etc. p. 186.

veranlasst ward, die Finger der Vogelhand als dem zweiten, dritten und vierten der Hand der Crocodile entsprechend anzusehen. *)

Mit dem Nachweise der Spuren verwandtschaftlicher Verhältnisse der Hand der Vögel mit jener der Crocodile, wie sie aus der Würdigung des Carpus und Metacarpus sich herausstellen, ist aber auch die Kluft erweitert, die zwischen Vögeln und Säugethieren besteht; denn alle jene von mir hervorgehobenen Verhältnisse des Carpus und Metacarpus sind Einrichtungen, die bei den Säugethieren nicht wiederkehren und damit bei den Vögeln ihr Ende finden.

Durch diese Vergleichung und die daraus gewonnene Erkenntniss der allerdings in der lebenden Schöpfung ausserordentlich lückenhaften verwandtschaftlichen Beziehungen, mag zugleich die morphologische Bedeutung der vorderen Gliedmassen der Vögel concreter sich darstellen, d. h. die Entstehung des Flügels aus einer Form, die mit den vorderen Gliedmassen der Crocodile wenigstens unter allen lebenden Reptilien die grösste Aehnlichkeit besass. **)

Für den Carpus der Säugethiere sind die Thatsachen bis jetzt am genauesten festgestellt, und es ist namentlich Cuvier's sorgfältigen Monographien ***)

*) Owen legt offenbar zuviel Gewicht auf die „Homotypie“, auf das übereinstimmende Verhalten der vorderen Extremität mit der hinteren, welche beide einander parallel laufende Modificationen erleiden sollen. Wenn ich auch zugestehe, dass unter gleichen functionellen Verhältnissen beider Extremitäten gleiche Modificationen an ihnen auftreten können, so ist doch von vornherein noch keine Nothwendigkeit dazu vorhanden, und noch weniger macht sich eine solche da geltend, wo beiderlei Gliedmassen in verschiedene Verwendung gesetzt sind, wo jeder Theil sich selbständig den von ihnen geforderten Leistungen anpasst. In demselben Maasse als hiedurch physiologische Verschiedenheiten zwischen beiderlei Extremitäten auftreten, wird auch eine anatomische Verschiedenheit gegeben sein.

**) Anmerkung. Bereits Nitzsch (Osteographische Beiträge zur Naturgesch. der Vögel. Mit 2 Kupfertaf. 8. Leipzig 1811. p. 89) führte aus, dass dem Flügel der Vögel nur eine „Fussbildung“, womit er die Bildung einer zum Gehen, Laufen etc. dienenden Vordergliedmasse mit vollständigerer Entwicklung der Finger meint, zu Grunde liegen könne. Er sagt: „Die Analogie, welche die Flügel der Vögel mit den Vorderfüssen der Säugethiere und Reptilien haben, zeigt sich auch in den Spuren von Nagel- oder Klauenbildung, welche an den Fingern jener Glieder oftmals gefunden werden. Diese Bildung macht es zugleich wahrscheinlich, dass die Urform der Flügel in der Fussform oder doch in einer, dieser sehr ähnlichen bestand; denn die Nägel gehören den Füssen an, sie haben im Kreise der Flügelfunction keine Bedeutung, und sind da wohl nur durch zweckloses Nachahmen und Ueberbleiben der Fussform.“ Diese der damaligen naturphilosophischen Richtung entsprungenen Anschauungen entsprechen den Thatsachen offenbar viel besser als andere ähnliche berühmterer Zeitgenossen.

***) In den „Ossemens fossiles“.

zu danken, dass uns aus allen Ordnungen und einer grossen Anzahl von Familien Beschreibungen und Abbildungen jenes Skeletabschnitts vorliegen. War desshalb die Anstellung zahlreicher eigener Untersuchungen für die Säugethiere weniger geboten, als es für die Amphibien und Reptilien der Fall war, so ist dennoch eine wichtige Aufgabe zu erledigen, die bisher nur unvollständig und ungenügend unternommen war, nämlich der Versuch, die Vergleichung, die von den Amphibien aus begonnen wurde, auf die Säugethiere fortzusetzen. Die Deutung der einzelnen Stücke und die daraus sich ergebenden Folgerungen für die Beziehungen der höchsten Wirbelthierklasse zu den unteren Classen sind die beiden unzertrennlichen Theile dieser Aufgabe.

Während man bisher fast ganz allgemein die Vergleichung nur innerhalb der Classe betreibt, und, von einer anderen Auffassung der vergleichenden Anatomie ausgehend, im Säugethiercarpus die Theile des immer sehr nahe verwandten menschlichen Carpus nachwies, mag hier versucht werden, im Carpus der Säugethiere die Skeletelemente zu erkennen, die wir von den Amphibien an durch vielfache Wandelungen verfolgten. Einzelnes hat in dieser Richtung bereits Cuvier begonnen, weit mehr aber leistete Owen, in dem die Vergleichung der einzelnen Extremitätenknochen behandelnden „On Serial homology“ betitelten Abschnitte seiner vergleichenden Osteologie.*) Von zahlreichen anderen Autoren wurden einfach die Namen der menschlichen Carpusknochen auf die der Säugethiere übertragen, und wo man eine grössere Anzahl von Knochenstücken vorfand, liess man die Vermehrung durch Trennung eines oder des anderen Stückes in Zwei entstehen, und erklärte die Fälle einer Verminderung aus Verschmelzung mehrerer Knochen in einen, beides ohne positiven Nachweis.

Die Anzahl der dem Carpus angehörigen Knochen erhebt sich bei den Säugethiern in höchstem Maasse auf neun, und dadurch unterscheidet sich der Säugethiercarpus vor allem von jenen der Vögel, der Crocodile und Eidechsen, nähert sich dagegen auffallend jenen der Schildkröten und Perennibranchiaten wie der Derotremen. Wir haben drei Knochen der ersten Reihe, fünf der zweiten Reihe, die Metacarpalien tragend, und endlich einen zwischen beide Reihen eingeschalteten, das Centrale zu unterscheiden. Reductionen in der Zahl, für die einzelnen Abtheilungen charakteristisch, müssen auf dieselbe Weise erklärt werden wie bei Amphibien und Cheloniern, durch Verschmelzung oder durch Ausfall, der letztere, der im ganzen nur selten vorkommt, ist durch Reductionen der Fingerzahl bedingt, oder doch damit meist verbunden, der erstere, auf bis jetzt noch nicht zu würdigenden Bedingungen fussend, die aber zweifellos mit Beziehungen des Carpus zum

*) On the Archetype etc. p. 164. — Wichtig ist auch die Tafelerklärung. p. 190.

Bewegungsmechanismus der Hand in Verbindung stehen. Die durch eine Verkümmernng einzelner Finger am Carpus sich äussernde Verringerung der Stücke ist das seltene Vorkommen, und bleibt immer auf die Stücke der zweiten Reihe beschränkt, so dass die Zahl der Stücke in der ersten Reihe von der Fingerzahl völlig unabhängig sich darstellt. Dieselbe Unabhängigkeit erweist sich auch in Beziehung auf den Vorderarm, indem jene drei Stücke sowohl mit Radius und mit Ulna, wie auch bei dem Fehlen des distalen Endes eines dieser beiden Stücke, mit nur einem jener Knochen articuliren können.

Bei jenen Säugethieren, deren beide Vorderarmknochen den Carpus erreichen, articulirt, mittelbar oder unmittelbar, einer der drei Carpusknochen mit der Ulna, (es ist das Triquetrum des Menschen), der andere entspricht dem Radius, (Scaphoideum) und zwischen beiden findet sich, als Intermedium, das Semilunare (oder Lunatum) eingefügt. Es ist nicht schwer in diesen drei Stücken das Radiale, Intermedium und Ulnare der Perennibranchiaten, Derotremen, der Salamandrinen (im Larvenzustande) und der Schildkröten zu erkennen, wenn es auch fast durchgehend seine primitiven Beziehungen zu den Vorderarmknochen aufgegeben hat. Bei den Delphinen, nicht bei den eigentlichen Walen, zeigt es diese Beziehungen noch deutlich genug, und es ist darin bei diesen Säugethieren ein Rückfall in frühere Zustände des Carpus ausgedrückt.

Bei den Carnivoren, Insectivoren, unter den Nagethieren beim Bieher, Eichhorn, den Mäusen, Murmelthieren, beim Aguti und Capybara, beim Paca und beim Meerschweinchen, ferner bei den Volitantia*), dann bei den Monotremen, unter den Edentaten bei Orycteropus und bei Manis ist es nicht mehr als selbständiger Knochen vorhanden, sondern scheint mit dem Radiale (Scaphoideum) zu Einem Stücke vereinigt zu sein. Obgleich Untersuchungen an Embryen in sofern zu keinem Resultate führten, als Radiale und Intermedium auch in der knorpeligen Anlage durch Ein Stück vertreten waren, glaube ich doch, an der Auffassung Cuvier's hier festhaltend, jenen einzigen Knochen als zweien entsprechend ansehen zu müssen, da seine Beziehungen zu den benachbarten Stücken dieselben sind, wie sie sonst dem Radiale und Intermedium zukommen. Auch bei Halicore sind nach Cuvier nur zwei Knochen in der ersten Reihe vorhanden, indess bei Manatus das mittlere Stück

*) Anmerkung. Meckel beschreibt von den Fledermäusen höchst merkwürdige Verhältnisse des Carpus (Syst. d. vergl. Anat. Bd. II. Abth. II. S. 395), die ich wenigstens für unsere einheimischen Chiroptern nicht bestätigt finde. Die einzelnen Knochen zeigen zwar eigenthümliche Verbindungen mittelst Sattelgelenkflächen, so dass eine grosse Beweglichkeit gegeben ist, allein das allgemeine Verhalten ist in keiner Weise von dem anderer Säugethiere abweichend, wie aus der von mir gegebenen Abbildung des Carpus von Rhinolophus (Taf. III. Fig. 7) ersehen werden kann.

gesondert bleibt. So bleibt das Intermedium auch bei allen übrigen Walthieren, dann bei allen Wiederkäuern, Dickhäutern, Einhufern; unter den Edentaten bei *Myrmecophaga*, *Dasypus*, *Bradypus*; unter den Nagethieren bei *Lepus* (Taf. III. Fig. 4 *i*); unter den Insectivoren bei *Talpa* (Taf. III. Fig. 6. *i*), ein selbständiger Knochen, in gleicher Weise wie bei den Halbaffen, den Affen und dem Menschen.

Für die zweite Reihe der Carpusknochen sind wieder wenige Differenzen zu constatiren, da nur eine einzige im Carpus selbst liegende Veränderung des als ursprünglich angenommenen Zustandes vorkommt, (nämlich eine Verwachsung zweier Stücke zu Einem) und alle Verschiedenheiten in der Zahl mehr oder weniger von der Anzahl der bestehenden Finger beherrscht werden, somit von ausserhalb des Carpus liegenden Zuständen abhängig sind.

Bei allen Säugethieren kommt für das vierte und fünfte Metacarpale nur Ein Carpale vor, das *Os hamatum*, eine Erscheinung, für die weder bei Amphibien, noch bei Reptilien*) eine Analogie sich findet, die also für die Säugethiere charakteristisch ist.

Von den vier Carpalstücken sind die drei äusseren bei allen Säugethieren vorhanden, gleichviel wie die Ausbildung der übrigen Hand, bezüglich der Fingerzahl sich gestaltet hat. Untersuchen wir den Carpus der Pachydermen, bei welchen die Reduction der Fingerzahl eingeleitet wird, so treffen wir bei allen jene drei Knochen an. Beim Elephanten und bei Hippopotamus, dann beim Tapir trägt das Hamatum die zwei entwickelten unteren Finger, ebenso beim Daman, dem Schweine und beim Pekari. Da bei den letzteren der fünfte Finger nur schwach entwickelt ist, hebt sich die Beziehung des Hamatum zum Mittelhandknochen des vierten Fingers. Dieses Verhältniss ist beim Tapir schon angedeutet, beim Nashorn und bei *Palaeotherium* noch mehr hervorgetreten, da hier der fünfte Finger nur durch einen Rest des Mittelhandknochens vertreten ist. Dieses namentlich beim Nashorn sehr unansehnliche Knochenstückchen kann ich nicht mit Cuvier für ein accessorisches Gebilde ansehen, es wird vielmehr durch das Verhalten bei *Palaeotherium***) (*Pal. minus*) zweifellos dem Metacarpus beizuzählen sein, in welcher Richtung auch

*) Anmerkung. Wenn Owen angiebt, dass er bei alten See-Schildkröten zuweilen ein Verschmelzen der beiden bei den Säugethieren das Hamatum bildenden Carpalia beobachtet habe, so kann dieser Fall, da er keine Regel voraussetzt, nicht ohne Weiteres hieher bezogen werden, um so mehr als auch das Carp.³ (*Capitatum*) von Owen bei *Chelone* *Mydas*, mit jenen beiden äusseren sich verbindend, getroffen ward. (Vergl. Archetype, p. 191).

**) Vergleiche Cuvier, *Ossemens fossiles*. Pl. 145. — Bei anderen *Palaeotherien* erscheint das Rudiment des Metacarpus V ähnlich wie beim *Rhinoceros*, so bei *Pal. crassum*. *Oss. foss.* Pl. 139. Fig. 1. *k*.

Meckel sich äusserte. Aehnlich ist auch beim Rinde das Metacarpale V ein rudimentäres griffelförmiges Knochenstück, welches anscheinend nicht einmal das Hamatum mehr erreicht.

Mit dem Schwinden des fünften Fingers geht das Hamatum noch Beziehungen ein, die jenseits seiner ursprünglichen Bedeutung liegen. Es betheiligt sich nämlich an der Verbindung des dritten Mittelhandknochens mit dem Carpus. Sehr auffallend ist dies Verhalten bei den Einhufern, deren einzig entwickelter Mittelfinger fast mit einem Dritttheile seines Metacarpale ans Hamatum sich anfügt. Ausserdem trägt er nur noch das äussere Griffelbein, das rudimentäre Metacarpale IV. Dieses Verhalten zum Metacarpale III wird durch die bei den Schweinen, bei *Palaeotherium* und bei *Rhinoceros* gegebenen Zustände vermittelt, welch' letzteres schon an einer ansehnlichen Fläche jene Verbindung aufweist, so dass ein ganz allmählicher Uebergang zu der auffallenden Einrichtung der Einhufer vorhanden ist.

Für die übrigen Knochen der zweiten Reihe bemerke ich, dass Carpale³ und ² bei den Pachydermen durchgehend vorhanden sind; das Carpale³ (Capitulum) trägt den überall am meisten entwickelten Mittelfinger, das Carpale² (Trapezoidum, Multangulum minus) hat ausser dem zweiten Finger immer noch ein eigenthümliches Knochenstück angefügt, welches von Cuvier in den einzelnen Fällen sehr verschieden beurtheilt wurde. Bei Hyrax wurde dieses dem Trapezoidbeine ansitzende Stück als Trapezbein erklärt, wo dann der diesem angefügte kleine Knochen das Rudiment eines Metacarpale I wäre. Bei Hippopotamus, wo es in ganz gleicher Lage sich findet, erwähnt es Cuvier als „petit os pointu assez semblable à un pisiforme“, während ein bei *Rhinoceros* vorhandenes, welches weiter nach oben gerückt ist, und fast zwischen Radiale und Carpale² erscheint, als „tient lieu du pouce“ betrachtet wird. Noch eigenthümlicher ist das vom Trapezoid getragene Stück beim Elephanten. Es ist hier ein länglicher, oben und unten breiterer, in der Mitte dünnerer Knochen, der völlig in der Reihe der Metacarpalia liegt, und dem noch zwei, ein grösserer mit einem kleineren terminalen, sich verbinden. Cuvier und Meckel fassen ihn als Trapezbein auf. Auch beim Tapir ist noch ein Knochen nach aussen am Carpale² befestigt, der aber noch mit dem Metatarsale II in Verbindung steht; bei den Schweinen wie bei *Dicotyles* fehlen derartige Knochen. Es entsteht nun die vor der Beurtheilung dieser Knochen zu erörternde Frage, ob alle diese Gebilde gleichartige sind, oder ungleichartige, bald Elemente des Carpus, und damit dem Carpale¹ (Trapezium) entsprechend, bald Elemente des Metacarpus in rudimentärer Form vorstellend. Hier ist zunächst zu bemerken, dass durchaus kein zwingender Grund besteht, alle jene Knochen für identisch zu halten, ihre Form- und Lagerungsbeziehungen sind dazu viel zu mannichfaltig und zu verschieden, aber daraus erwächst auch kein Beweis

für die typische Verschiedenheit. Sehen wir also wie weit für die einzelnen Fälle die Untersuchung uns führen kann.

Am einfachsten scheinen die Verhältnisse beim Elephanten zu liegen. Der von den genannten Anatomen als Trapezium erklärte Knochen articulirt nur mit dem Trapezoid, liegt weit entfernt vom Radiale, und ist, wie oben erwähnt, in gleicher Reihe mit dem Metacarpus. Ein so gänzlich aus der Reihe gerücktes Carpale ist ganz ohne Analogie. Wenn wir nun den Knochen als Metacarpale ansähen, so würde das zwar noch durch die Form des Knochens bedeutend unterstützt, aber dann würde das Carpale¹ dem Elephanten fehlen, oder es würde als mit dem Carpale² verschmolzen anzusehen sein. Für solche Verbindungen von Carpalknochen einer und derselben Reihe sind vielfache Belege von mir gegeben worden, und im Hamatum haben wir sogar einen für die Säuger durchgreifenden Fall. Es wäre sonach beim Elephanten ein vollständiger, zweigliedriger, nur an Volum reduzierter Daumen vorhanden, dessen Metacarpale mit dem des zweiten Fingers an ein und dasselbe Carpusstück angefügt ist. Was bezüglich der Lagerungsverhältnisse des in Frage gewesenen Knochens beim Elephanten vorgebracht wurde, gilt auch für Hyrax und Hippopotamus. Es ist auch da der dem Trapezoideum angefügte kleine Knochen nur als rudimentäre Metacarpale zu verstehen, und es würde auch bei diesen Pachydermen-Gattungen allen vom Carpus geltenden Thatsachen widerstreben, wenn man ihn als ausgestossenes Carpale¹ betrachten wollte. Es ist also bei Hyrax mit dem Metacarpusrudiment des Daumens nur ein Phalangenrest in Verbindung, bei Hippopotamus fehlt auch dieser, und damit stellt sich in der Rückbildung des Daumens vom Elephanten aus eine continuirliche Reihe her. — Es bleibt somit nur noch für Rhinoceros und den Tapir die Erklärung zu geben. In beiden zeigt sich der fragliche Knochen mit mehreren Theilen des Carpus in Zusammenhang, immer mit Trapezoideum und Scaphoideum (Radiale). Das möchte ihn als Trapezium (Carpale¹) deuten lassen. Aber dennoch nehme ich Anstand, es zu thun, erstlich ist bei den übrigen Dickhäutern kein Carpale¹ nachweisbar, zweitens zeigt er selbst bei beiden genannten Thieren eine ziemliche Verschiedenheit in der Lagerung, indem er bei Rhinoceros ganz vom Metacarpus entfernt ist, beim Tapir eine Strecke weit über's Metacarpale II hinwegragt, so dass, wenn man denselben Grad der Verschiedenheit weiter fortgesetzt annähme, man ganz dieselben Verhältnisse fände wie beim Hippopotamus. Ohne also geradezu behaupten zu wollen, dass jener Knochen im Nashorn- und Tapir-Carpus einem ersten Metacarpusrudiment entspräche, muss ich doch eine solche Annahme für höchst wahrscheinlich halten.

Einen fernerer Beleg für die Richtigkeit meiner Meinung liefert der Carpus der den Pachydermen verwandten Sirenen. Bei Manatus sind nur drei discrete

Carpalia der zweiten Reihe vorhanden, welche fünf Metacarpalia tragen, der rudimentäre, aber unverkennbare Metacarpusknochen fügt sich hier mit dem des zweiten Fingers an denselben Carpusknochen, welcher somit Carpale¹ und ² zugleich sein wird. Bei Halicore ist die ganz gleiche Beziehung der Metacarp. I und II gegeben. Hier wird sogar Hamatum und Capitatum, also Carpale^{5, 4, 3} durch ein einziges Knochenstück vorgestellt, so dass in der zweiten Carpusreihe nur zwei Knochen liegen. Bei den Einhufern und den Kameelen unter den Wiederkäuern bleiben Hamatum, Capitatum und Trapezoideum als gesonderte Stücke bestehen; bei den übrigen Wiederkäuern ist das Trapezoideum nur während des Fötallebens ein besonderes dem Capitatum angelagertes Knorpelstückchen, welches später durch einen selbständigen Knochenkern ossificirt und bei neugeborenen Thieren schon ganz mit dem Capitatum vereinigt ist. Ich habe diesen Vorgang, den auch Meckel anzunehmen scheint, ohne sich bestimmter zu äussern, ob er ihn wirklich gesehen oder nur vermuthe, bei der Ziege und beim Rinde beobachtet. Es gehört also das Vorkommen von drei Knochen in der zweiten Reihe des Carpus zu den Eigenthümlichkeiten der Hufthiere, die durch alle in der Fingerbildung ausgeprägten Modificationen der Vorderextremität sich erhält.

Bei den mit den Pachydermen verwandten Walthieren herrscht im Carpusbaue eine so beträchtliche Verschiedenheit, dass es nicht leicht ist, das mit den übrigen Säugethieren Gemeinsame von dem erst innerhalb dieser engeren Abtheilung Hinzugekommenen abzulösen. Diese Verschiedenheiten treffen gerade den zweiten Abschnitt, während der erste gewöhnlich die drei typischen Stücke besitzt, die bei Delphinen durch die theilweise Einlagerung des Intermedium (Lunatum) zwischen die Enden von Radius und Ulna sogar noch die ganz primordialen Verhältnisse bieten. Bei Hyperoodon *) wie nach Cuvier bei Balaena, finden sie sich schon in einer gleich scharf gegen die Vorderarmknochen abgegrenzten Reihe, und beim Zwergwal **) scheint Lunatum und Triquetrum durch ein einziges Stück repräsentirt zu werden, so dass wie bei Halicore nur zwei Stücke der ersten Reihe angehörig sind. — Was die zweite Reihe angeht, so sind nur bei Hyperoodon vier und zwar gleichartige und grösstentheils knorpelige Stücke vorhanden, die wie bei den übrigen Säugethieren zu deuten sind. Bei Balaena hat sich ihre Anzahl um Eines vermindert. Bei Delphinus dagegen existiren deren nur zwei, da ich das von

*) W. Vrolik, Natuur- en ontleedkundige Beschouwing van den Hyperoodon. Haarlem 1848. 4. p. 50. Taf. III.

**) Eschricht, Untersuchungen über die nordischen Wallthiere. 1. Band. Leipzig 1849. fol. Taf. VII. Fig. D.

Cuvier*) als dritter Carpusknochen betrachtete Stück an der Radialseite besser als Metacarpale des ersten Fingers ansehe, wie es auch von Cuvier selbst in der Erklärung der Tafel (Pl. 224. Fig. 22) als „Metacarpien du pouce“ aufgeführt ward. Die zwei Carpalstücke der zweiten Reihe, die auch bei Balaena — nach Eschricht's Abbildung von dem Brustflossenskelet eines Keporkak-Fötus — bestehen, und wegen geringer Quer-Entwicklung den ersten Metacarpalknochen zum grossen Theile sich mit dem Scaphoideum verbinden lassen, werden aus den bei den Manatis und bei den Pachydermen vorkommenden Reductionen zu erklären sein. Mit der geringeren Bedeutung der einzelnen Finger schwindet die Selbständigkeit der sie tragenden Carpustheile. Der höchste Grad dieser Reduction trifft sich beim Zwergwal, wo die beim Keporkak, nach Eschricht's Zeichnung, wie bei Delphinus noch getrennten beiden Carpalia durch ein einziges, allerdings grösseres und sehr in die Quere gezogenes Stück vorgestellt werden, welches noch im fötalen Zustande ohne Trennungsspur erscheint. Es ist somit von Hyperoodon aus eine Reihe der Zahlenreduction der Carpalia zu erkennen, die bis zum Vorkommen eines einzigen Stückes an der Stelle von vieren führt. Die Vorstellung, dass diese Reduction durch Verschmelzungen vor sich ging, kann aber nur dann für diese Fälle Geltung haben, wenn man sich die Verbindung mehrerer Stücke zu Einem nicht im Laufe der individuellen Entwicklung denkt, sondern während grosser Entwicklungsperioden, denn es ist in keinem der Reductionsfälle für die Annahme des Bestehens einer embryonalen Trennung ein Anhaltepunkt vorhanden. Wenn wir also das einzige Carpalstück der zweiten Reihe beim Zwergwal als vieren entsprechend betrachten, so darf damit nicht der Gedanke verbunden werden, dass in der Anlage dieses Stückes vier getrennte Theile vorhanden gewesen wären, die sich zu Einem vereinigt hätten. Ein solches Getrenntsein der Stücke wird vielmehr nur für jene uns unbekannten, vielleicht auch unbekannt bleibenden Formen zu supponiren sein, aus denen die mit Reductionen versehenen Formen sich ableiten.

In den anderen Säugethierordnungen ist das Vorhandensein von vier Stücken in der zweiten Reihe die Regel, indem das Carpale¹ (Trapezium) selbst da sich findet, wo der Daumen bis auf einen unansehnlichen metacarpalen Ueberrest geschwunden ist. Die Form- und Grössenverhältnisse der einzelnen Knochen, die wie auch sonst den übrigen Verhältnissen beigeordnet sind, halte ich nicht für meine Aufgabe hier auseinanderzusetzen.

Noch habe ich des neunten der primitiven Carpusstücke zu gedenken, des Os centrale, welches unter Amphibien wie Reptilien verbreitet war. Obgleich Owen**) zuerst seinen morphologischen Werth erkannt hat, indem er es mit dem

*) Ossemens fossiles. T. VIII. P. II. p. 145.

**) On the Archetype etc. p. 191.

gleichen Stücke der Schildkröten verglich, betrachtete er es doch nur als ein abgelöstes Stück des Scaphoideum. Bei den Säugethieren tritt es nur in wenigen Abtheilungen auf. Es fehlt den Hufthieren gänzlich, ebenso den Cetaceen, den Carnivoren, Volitantia, Marsupialia, Monotremen und Edentaten. Bei den Nagethieren kommt es sehr verbreitet vor, wie schon Cuvier angegeben, der es für ein losgelöstes Stück des Carpale³ (Capitatum) ansah. Dass wir es nach dem früher von mir Mitgetheilten ganz anders beurtheilen müssen, und in ihm ein aus einem früheren Zustande stammendes ächtes Carpuselement erkennen müssen, halte ich über jedem Zweifel stehend. Wo es aber in den Fällen, wo es fehlt, hingekommen, ist noch nicht ermittelt. Meine Bemühungen durch Untersuchung von Embryen, sowohl des Menschen, als vieler Säugethiere, einen Fingerzeig zu erhalten, waren alle vergeblich und ich kann nur sagen, dass weder für die Annahme seiner Verbindung mit dem Capitatum (Cuvier), noch mit dem Scaphoideum (Owen) Gründe bestehen. Bei den Nagethieren hat es zuweilen insofern einige seiner früheren Beziehungen verändert, als es meist nur zwischen drei Knochen des Carpus eingebettet ist, also nicht mehr in dem Verhältnisse central, wie bei den Amphibien. Bei Hydrochoerus (Taf. III. Fig. 5. c.) ist es in einen einspringenden Winkel des Capitatum gebettet, und verbindet sich ausser diesem nur noch mit dem Trapezoideum und dem Scaphoideo-lunare, man könnte es so für einen Theil des Capitatum nehmen. Bei anderen aber, z. B. bei Lepus (Taf. III. Fig. 4. c.) wird es von sämtlichen Carpusknochen umgrenzt, hat somit seine ursprünglichen Beziehungen festgehalten. Unter den Insectivoren hat es beim Maulwurfe (Fig. 6. c.) wiederum eine beschränktere Umgrenzung, es liegt keilförmig, mit der breiteren Basis ans Scaphoideum grenzend, zwischen Capitatum und Trapezoideum, und konnte so von Meckel der zweiten Carpusreihe zugezählt werden.

Bei den Affen wird das Centrale als regelmässiges Vorkommen angegeben. Cuvier sagt: „Le carpe des singes a un os de plus que celui de l'homme.“ Auch die Halbaffen besitzen es, wie aus den Monographien von Fischer*), Burmeister**) und Van Campen***) hervorgeht. Beim Orang hat es Vrolik zuerst nachgewiesen, nachdem frühere Autoren, darunter Camper und Owen den Orangcarpus als mit dem menschlichen mehr oder minder übereinstimmend dargestellt hatten. Vrolik†) giebt es auch beim Gibbon an. Beim Chimpansee fehlt es.

Bezüglich des Pisiforme habe ich mich schon oben mehrmals ausgesprochen; es fehlt den Manatis und Delphinen, ist bei den Robben und Faulthieren bekannt-

*) Anatomie der Maki. Frankfurt a/M. 1804. 4.

**) Beiträge zur näheren Kenntniss der Gattung Tarsius. Berlin 1846. 4.

***) Ontleedkundig onderzoek van den Potto van Bosman. Amsterdam 1859. 4.

†) Recherches d'Anatomie comparée sur le Chimpanzé. Amsterdam 1841. fol.

lich sehr klein, und wechselt auch vielfach in Umfang und Gestalt, sowie in seinen Lagerungsverhältnissen zum Os triquetrum. Wenn es auch in vielen Fällen, besonders da, wo es von calcaneusartiger Ausdehnung ist, einen functionell wichtigen Theil des Carpusskelets vorstellt, so ist doch nicht zu vergessen, dass es einen der ursprünglichen Zusammensetzung des Carpus Fremden, einen gewissermassen erst erworbenen Theil vorstellt, wie das Os falcatum an der Radialseite der Hand des Maulwurfs (Taf. III. Fig. 6. f.), oder andere weniger constante Sesambeinbildungen an der Volarfläche.

Der Einblick in die Verhältnisse des Carpus der Wirbelthiere zeigt uns eine Entwicklungsreihe von niederen zu höheren Organisationen. Unter den Amphibien sind es bei den Perennibranchiaten und Derotremen platte, mosaikartig mit einander verbundene Knorpelstücke, die den Carpus zusammensetzen, ohne ausgesprochene Gelenkconstructionen einzugehen. Acht, oder, wenn wir uns die Hand dieser Thiere fünffingerig denken, neun an der Zahl, bilden sie das Material aus welchem durch histiologische und gestaltliche Differenzirung und vielfältigen Wechsel des Volums, sowie der gegenseitigen Beziehungen, die vielartigen Carpusbildungen der grösseren und kleineren Abtheilungen der Wirbelthiere hervorgehen, jede wieder in ganz besonderen Verhältnissen zu den Bewegungen der Hand, und dadurch in bestimmten Beziehungen zum Gesamtorganismus.

Die Ruderhand der obengenannten Amphibien erhält in ihrem carpalen Theile einige Veränderungen bei den nur theilweise im Wasser lebenden Salamandrinen. Der Knorpel der Carpusstücke verkalkt, und zwei Stücke, Ulnare und Intermedium verbinden sich zu einem einzigen. Das Radiale wie das Centrale behält seine Beziehungen, aber fast beständig tritt Eines der vier sonst je Ein Metacarpale tragenden Stücke ausser Beziehungen zu jenen.

Bei den ungeschwänzten Amphibien ist vor Allem eine grössere Individualisirung aller einzelnen Stücke bemerkbar. Keines ist mehr dem andern gleich, selten eines dem anderen ähnlich gestaltet. Gelenke, Köpfe und Pfannen, sind an den einzelnen Stücken entwickelt. Das Intermedium ist definitiv verschwunden, wahrscheinlich schon in den Uebergangsstufen mit dem Ulnare vereinigt. Das Centrale rückt an den inneren Rand des Carpus, kann sogar in die erste Reihe scheinbar eintreten (Bufo), die fünf Carpalia der zweiten Reihe, fast immer von ungleicher Grösse (Pelobates, Bombinator), gehen häufig Verbindungen unter einander ein, das vierte mit dem fünften, oder das dritte mit beiden (Rana, Bufo).

Bei den Reptilien sind es die Schildkröten, die bezüglich der Zahl und Anordnung ihrer Carpusstücke an die Perennibranchiaten Anschluss bieten. Aber

jedes einzelne Stück ist formell eigenthümlicher entwickelt, und von innen her wirklich ossificirt. Bei den Land-, Fluss- und Sumpfschildkröten sind die Carpusstücke von geringer Oberfläche-Ausdehnung bei den Seeschildkröten werden sie durch grössere Verbreiterung zur Bildung der Ruderhand verwendet. Verwachsungen einzelner Stücke sind nicht selten, das Centrale verbindet sich zuweilen mit dem Radiale, das Carpale⁴ der zweiten Reihe mit dem Carpale⁵ zu einem das constante Hamatum der Säugethierhand in vereinzelter Falle vorbildenden Stücke.

Den Carpus der Eidechsen charakterisirt der Mangel des bei Schildkröten beständigen Intermedium; es ist dieses Stück wohl wie bei den Salamandrinen und Anuren in das Ulnare eingegangen. Das Centrale dagegen besteht, nur in seiner Gestalt verändert, und meist noch zwischen Radiale und Ulnare mit scharfer Kante sich einschiebend, fort. Die fünf Carpalia der zweiten Reihe schwinden nur theilweise mit der Reduction der Finger bei den Scincoiden, und sind sonst, wie immer auch sie an Grösse von einander differiren können, regelmässig nach den Metacarpalien vertheilt. Nur die kleineren Stücke solidificiren durch Verkalkung, die meisten verknöchern von den Wänden weiter Markcanäle aus.

Unter allen Reptilien am schwierigsten auf die bei den Amphibien erkannte einfachere Form, die ich vielleicht am Ende der Untersuchung als Grundform bezeichnen darf, zurückführbar, ist der Carpus der Crocodile. Das Intermedium ist nie discret vorhanden, dass es ins Ulnare eingegangen, ist nur durch Vergleichung mit den niederen Zuständen zu erschliessen. Radiale und Ulnare bilden die mächtigsten Theile, sie verknöchern frühzeitig und vollständig. Das Radiale ist das ansehnlichste von beiden, und hat ein breites dünnes knorpeliges Centrale an einem Ende sitzen, unter welchem ein kleineres Carpalstück, mit den ersten und zweiten Metacarpale in Beziehung verborgen, während ein zweites, grösseres theilweise verknöchern des gegen die Ulnarseite des Carpus hervor zu Tage tritt. Letzterem sind in der Regel die drei letzten Metacarpalia angefügt. Diese beiden Carpalstücke entsprechen den fünf getrennten der Eidechsen und Chelonier. Der Mangel ihrer Sonderung in Einzelstücke, wie ihre relativ geringe Grösse, sowie die grossentheils knorpelige Beschaffenheit, Verhältnisse, die auch für's Centrale gelten, weisen nach, dass der ganze Endabschnitt des Crocodilcarpus eine geringe Ausbildung besitzt, im Vergleiche zum homologen Theile der Eidechsen und Schildkröten sogar in einer regressiven Umwandlung sich findet. Bei allen genannten Ordnungen der Reptilien treten noch neue Theile an den Carpus heran. Sesambeine finden sich am Ulnar- und Radialrande des Carpus der Schildkröten. Das ulnare Sesambein, bald mit der ersten, bald mit der zweiten Reihe des Carpus verbunden, erhält Beständigkeit bei den Eidechsen und Crocodilen, wo es nie der zweiten Reihe angehört.

An den Carpus der Crocodile lassen sich die Verhältnisse des Carpus der

Vögel anknüpfen. Zwei Knochen (dem Hauptstücke des Crocodilcarpus entsprechend) bilden den ganzen Carpalabschnitt der Hand, indem weder vom Centrale noch von Carpalien der zweiten Reihe eine Spur vorhanden ist. Damit ist also ausgeführt, was bei den Crocodilen sich im Beginne zeigte.

Für die Säugethiere können die Verhältnisse des Carpus weder aus den bei Vögeln noch bei Crocodilen und Eidechsen vorhandenen Zuständen erläutert werden. Nur da wo die drei Stücke der ersten Reihe, dann das Centrale und die einzelnen Metacarpus-tragenden Carpalia sich finden, ergeben sich Anschlüsse, denn alle jene Stücke sind bei Säugethieren vorhanden. Radiale (Scaphoideum) und Intermedium (Lunatum) sind oft miteinander verschmolzen (z. B. bei Raubthieren, Nagern, Chiroptern). Das Centrale ist nur bei einigen Nagern, Insectenfressern und den meisten Affen vorhanden, aber fast in den gleichen Beziehungen wie bei den Amphibien, und von den fünf Carpalien der zweiten Reihe bleiben nur die drei ersten discret, das Trapezium, Trapezoideum und Capitatum vorstellend, indess die Stelle der beiden letzten, ulnaren, stets durch ein einziges Stück, das Hamatum, vertreten wird. Alle Modificationen in der Zahl, Grösse und den speciellen Formverhältnissen sind jenen allgemeinen Verhältnissen untergeordnet und fallen zusammen mit der Verschiedenheit der functionellen Beziehungen der Extremität.

Zweiter Abschnitt.

Vom Tarsus.

Den Ausgangspunct, den ich zu einer vergleichenden Darstellung der Hinterextremität wähle, bilden wiederum die Amphibien. Allen bisher gemachten Erfahrungen zufolge lassen sich von den Fischen aus durchaus keine klaren Uebergänge in die Extremitätenbildung der höheren Wirbelthiere nachweisen, und wenn man auch an der Hand der Analogie mancherlei, namentlich in Beziehung auf die Entwicklung der Extremität Uebereinstimmendes zu erkennen glauben möchte, so fehlt doch durchweg ein sicherer Boden und man muss gestehen, dass alle die Fische herbeiziehenden Vergleichen, gerade in Betreff der Hinterextremität, höchst willkürlicher Natur sind und mehr in instinctiven Vorstellungen, als in beweisenden That-sachen wurzeln. Ich beziehe mich hier auf das, was ich beim Carpus ausführlicher vorgetragen, und möchte ihm für den Tarsus die gleiche Geltung sichern.

Wenn wir so eine grosse Abtheilung von Wirbelthieren wegen Mangel an Verbindungsgliedern zur Zeit noch ausschliessen müssen, so gelingt es dagegen für alle übrigen Wirbelthiere einen continuirlichen Bildungsgang nachzuweisen und die zahlreichen Verschiedenheiten, welche die Tarsusbildung der Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere aufweist, auseinander abzuleiten.

Die Skelettheile des Ober- und Unterschenkels habe ich ebensowenig wie vorher die des Ober- und Unterarmes zum speciellen Vorwurf genommen und nur da ihre Verhältnisse berührt, wo sich auch für sie Neues und Wichtiges herausstellte. Dasselbe gilt vom Mittelfuss und den Phalangen.

Unter den Amphibien sind es wiederum jene, welche auch beim Carpus wegen der weniger nach bestimmten Richtungen hin modificirten Extremitäten den Anfang machen konnten: die Perennibranchiaten, Derotremen und Salamandrinen. Bis auf eine einzige Ausnahme (Proteus) waltet hier eine grosse Uebereinstimmung. Die Zahl der Tarsusstücke beläuft sich bei Ausbildung von fünf Zehen durchweg auf neun, nur bei Proteus findet sich eine viel geringere Zahl, die nicht blos aus

der Reduction der Zehen zu erklären ist. Ich finde drei Fusswurzelstücke, die sämtlich knorpelig persistiren, (Taf. IV. Fig. 1), Eines davon (*t*) verbindet sich mit der Tibia, nimmt auch einen Theil der Basis des einen Metatarsale auf, und ist mehr in die Länge als in die Breite entwickelt. Ein zweites Stück (*f*) fügt sich an das untere Ende der Fibula und an einen Theil der Tibia, nach abwärts trägt es das dritte Stück (*ta*), welches das innere Metatarsale zum grossen Theile, das zweite oder äussere Metatarsale dagegen vollständig sich angefügt hat. Diesen Befund, den ich an zwei Exemplaren bestätigt finde, treffen wir im Widerspruche mit den Angaben Meckel's,*) der für Proteus zwei Reihen von Fusswurzelstücken annimmt, noch mehr aber mit der von Owen**) gegebenen Darstellung. Darnach kommen Proteus fünf Tarsusstücke zu, die in drei Reihen sich lagern. Es ist anzunehmen, dass diese Darstellung nicht der Natur entnommen wurde, vielmehr eine schematisch construirte ist. — Eine bestimmte Deutung des Tarsus von Proteus muss ich gänzlich unterlassen, denn ich kann keine Beziehungen zu den bei den nächsten Verwandten wahrgenommenen Einrichtungen auffinden und ziehe vor, diese Frage noch offen zu lassen und nur das Eine darüber zu äussern, dass bei der Verkümmerung der Zehen, einer Reduction von fünf auf zwei, auch gewiss Tarsusstücke verschwunden sind, während andere bei dem geringen functionellen Werthe der beiden vorhandenen Zehen sich untereinander vereinigt haben können. So kann das Stück *t* aus einer Vereinigung des Tibiale mit einem Carpale der zweiten Reihe, wie es sich z. B. bei Triton findet, entstanden sein und dadurch Beziehungen zum Metatarsus erlangt haben. *f* mag das Intermedium und Fibulare zusammen vorstellen, und *ta* aus den Centrale und Tarsalien der zweiten Reihe hervorgegangen sein. Ueber die Beziehungen der rudimentären Extremitäten zu den vollkommener entwickelten habe ich mich oben beim Carpus ausführlicher ausgesprochen, und will auch von hier aus darauf verweisen. Vielleicht lässt die Zukunft uns noch jene Formzustände erkennen, welche den Extremitätenbau von Proteus zu deutlicherem Verständnisse bringen.

Bei den übrigen geschwänzten Amphibien finden sich unserer Einsicht zugänglichere Verhältnisse. Die oben erwähnten neun Stücke zeigen sich entweder nur im vorübergehenden Zustande, während des Larvenlebens, oder bleibend in folgender Anordnung. Ein Stück correspondirt der Tibia, ein anderes der Fibula und ein drittes liegt zwischen beiden. Die beiden dem Unterschenkelknochen angefügten will ich als Tibiale und Fibulare, das dazwischenliegende als Intermedium bezeichnen. Fünf Stücke tragen die fünf Metatarsalia, sie sollen nach Analogie des beim Car-

*) System der vergl. Anatomie Th. II. Abth. 1. S. 487.

**) On the Archetype. Pl. II. Fig. 10. es.

pus Vorgeführten als Tarsalia mit den bezüglichlichen Zahlenexponenten unterschieden werden. Zwischen der Reihe dieser fünf Tarsalia und der von den drei erstgenannten Stücken gebildeten Reihe liegt ein neuntes Stück, welches ich wiederum dem Carpus analog als Centrale benennen will. So finde ich die Vertheilung und Lagerung bei neugeborenen Larven des gefleckten Erdsalamanders (Taf. IV. Fig. 2), da nicht nur die ganze Fusswurzel noch ohne jegliche Verkalkung ist, sondern auch das zwischen den Knorpelstücken befindliche Gewebe als indifferent erscheint, aus weichen, rundlichen oder spindelförmigen Zellen gebildet. So finde ich auch das Verhalten des Tarsus bei ausgewachsenen Exemplaren von *Siredon* und *Menopoma*. Es könnte sofort eine Vergleichung dieser einzelnen Stücke mit denen des Säugethiertarsus vorgenommen werden, da aber alle Tarsalelemente noch durchaus von jenen Beziehungen ferne sind, die sie in der höchsten Wirbelthierklasse erhalten, so halte ich die Anwendung der dem menschlichen Tarsus entnommenen Bezeichnungen für unstatthaft, sie ist auch geradezu unmöglich, da hier noch Theile existiren, aus deren Vereinigung erst Stücke des Säugethiertarsus hervorgehen.

Was die speciellen Verhältnisse des Tarsus zunächst von *Siredon* angeht, so sind hier alle Stücke völlig knorpelig und in gleichartiger Verbindung untereinander, (Taf. IV. Fig. 7). Das Fibulare (*f*) ist das grösste, das Tibiale (*t*) das kleinste der vordersten Reihe, das Intermedium (*i*) schiebt sich wenig zwischen die distalen, gleichfalls knorpelig bleibenden Enden von Tibia und Fibula ein. Die fünf Tarsalia ordnen sich bogenförmig um den innern und unteren Rand des Centrale und Unterrand des Fibulare. Das Tarsale² ist das grösste, es trägt das Metatarsale I und II, so dass das Tarsale¹ keine directen Beziehungen zu dem ihm zugehörigen Metatarsale hat, und es diesem ganz fremd schiene, wenn nicht an den Larven des Salamander (Fig. 2), auf's Deutlichste zu erkennen wäre, dass dem Tarsale¹ das Metatarsale I zukomme. Die übrigen drei Tarsalia sind fast quadratisch gestaltet und jedem ist genau das betreffende Metatarsale angefügt.

Ganz übereinstimmend mit *Siredon* finde ich den gleichfalls knorpelig bleibenden Tarsus von *Menopoma* (Taf. IV. Fig. 6). Das Intermedium (*i*) trägt hier noch deutlicher die bei den Salamanderlarven vorhandenen Beziehungen zu den beiden Knochen des Unterschenkels, indem es weit zwischen jene emporragt. Das Tibiale ist relativ grösser als bei *Siredon*, aber das Fibulare ist auch hier das grösste Stück. Um das quergestellte Centrale lagern sämmtliche übrigen Tarsusstücke mit Ausnahme des Tarsale⁵, welches durch das weiter nach oben sich drängende Tarsale⁴ davon abgeschlossen ist. Das Tarsale¹ trägt nur einen kleinen Theil des Metatarsale I, welcher zum grösseren Theile dem breiten Tarsale² ansitzt.

Bei *Cryptobranchus* ist die Gestaltung des Tarsus ähnlich wie bei

Menopoma, und es besteht derselbe aus platten, pflasterartig aneinander gefügten Stücken, wie aus der Darstellung von Schmidt, Goddard und J. van der Hoeven*) hervorgeht. Die Zahl der Stücke beträgt jedoch zehn, und wenn ich dieselben mit denen von Siredon, Menopoma und den Salamandrinen vergleiche, so möchte es scheinen, als ob das Centrale durch zwei gesonderte Stücke vertreten wäre.

Etwas abweichend ist der gleichfalls noch knorpelige Tarsus von Menobanchus (Taf. IV. Fig. 5) gebildet; da Tibia und Fibula mit ihren distalen Enden einander berühren, schiebt das Intermedium sich nicht trennend zwischen beide Unterschenkelknochen ein, sondern bildet nur einen gegen beide Knochen gerichteten Vorsprung. Tibiale und Fibulare sind in der Form wenig von denen bei Siredon verschieden, aber das Fibulare zeigt sich eine Strecke weit mit dem Intermedium continuirlich verbunden, was namentlich von der dorsalen Fläche sehr deutlich ist. Dadurch wird ein Verhältniss angedeutet, welches erst bei den Reptilien durchbricht. Das Centrale wird nur an einer ganz kleinen Stelle vom Fibulare berührt und um es lagern nach abwärts drei Tarsalia. Das erste hat wieder wie bei Menopoma ganz geringe Beziehungen zum Metatarsale I, das zweite breite trägt das Metatarsale I und II und dem dritten Tarsale ist das Metatarsale III und IV angefügt. Es fragt sich nun, ob die Beschränkung der Tarsalia in ihrer Anzahl durch ein einfaches Ausfallen, Verschwinden eines Stückes zu Stande kam, oder durch Verschmelzung zweier entstand. Für beiderlei Vermuthungen liegen keine directen Beobachtungen bei Menobanchus vor. Es zeigt das genannte Tarsale (Taf. IV. Fig. 5, ^{3, 4}) keine Spuren einer Zusammensetzung aus Zweien und wenn man nicht etwa den Umstand verwerthen wollte, dass das Fibulare etwas weiter nach aussen ragt, als das genannte Tarsale anscheinend erfordert, so fehlen Anhaltspunkte für den Ausfall eines Stückes gänzlich. Da wir aber Umwandlungen des Tarsusbaues durch Verschmelzung mehrerer Stücke viel häufiger treffen, als einen einfachen Ausfall, da ferner in den nächst verwandten Amphibien jedem Metatarsale ein Tarsale entspricht und dieser Zustand auch dann noch vor-

*) Aanteekeningen over de Anatomie von den Cryptobanchus japonicus. Haarlem 1862. 4. — Eine genauere Beschreibung des Tarsus liegt auch in dieser Abhandlung nicht vor, auch keine Vergleichung. Es sind nur (p. 12) die in den einzelnen Reihen vorhandenen Stücke der Zahl nach angegeben. Aus der Beschreibung dieser Reihen ersehe ich, dass in der bezüglichen Abbildung (Pl. II. Fig. IV) die Tibia als Fibula und umgekehrt, bezeichnet ist, was auch aus der Gestalt der Knochen, namentlich der wie bei Salamandern stark gekrümmten Fibula, sowie endlich aus den gleichfalls mit Salamandra übereinstimmenden Zahlenverhältnissen der Fingerglieder zu erschliessen ist.

handen ist, wenn das Metatarsale dem ihm zugehörigen Tarsalstücke sich entfremdet hat, so glaube ich auch hier in dem ohnehin sehr in die Quere entwickelten das Metatarsale III und IV tragenden Tarsale das dritte und vierte Stück suchen zu dürfen.

Für die Salamandrinen habe ich die Verhältnisse des Tarsus bei Larven bereits oben beschrieben. Der Tarsus des erwachsenen Erdsalamanders weicht nur im Einzelnen von dem in der Anlage gesehenen ab. Die einzelnen Stücke selbst sind bei allen Salamandrinen platt, pflasterartig aneinandergefügt, wie jene der Perennibranchiaten und Derotremen, und zeigen mehr oder minder vollständige Verkalkung, die von einem Punkte aus beginnt, und die bei Triton weiter fortschreitet, als bei Salamandra. In dieser Texturveränderung des Tarsus möchte ein Entwicklungsfortschritt zu erkennen sein. Die drei Stücke der ersten Reihe bleiben bei allen gesondert, das Intermedium verliert aber bei den erwachsenen Thieren seine ursprünglichen Beziehungen zu den Unterschenkelknochen und ragt nur bei Salamandra maculosa weiter an der Aussenseite der Tibia empor. Dass Intermedium und Tibiale zusammen dem Astragalus entsprechen hat Dugès*) von der Untersuchung von Triton her als höchst wahrscheinlich hingestellt. Dass dem gewiss so ist, wird im Verlaufe dieser Abhandlung hervorgehen. Das Centrale ist bei Triton und bei Salamandra ziemlich übereinstimmend, bei letzterem etwas mehr in die Quere entwickelt. Es wird sowohl von den Stücken der ersten Reihe und zwar von oben her, als von den Stücken der zweiten Reihe von unten her umgeben. Die Tarsalia sind bei Salamandra zu fünf vorhanden, es ist aber das Tarsale¹ nicht mehr in Beziehung zu dem ihm nach Ausweis des Larvenverhältnisses angehörigen Mittelfussknochen, sondern begrenzt mit seinem freien Rande den Innenrand des Tarsus. Das Tarsale² trägt dem entsprechend den ersten und zweiten Mittelfussknochen, welche Verhältnisse schon bei den Perennibranchiaten angebahnt waren. Den übrigen drei Tarsalien entspricht genau je ein Metatarsale. Bei den Tritonen findet sich das erste Tarsale in verschiedenen Verhältnissen, bei Triton palmatus ist es noch mit einem Theile des ersten Mittelfussknochen in Verbindung, bei anderen Arten dagegen verhält es sich wie bei Salamandra und es sind dann dem Tarsale² zwei Mittelfussknochen angefügt. Während das Tarsale³ immer genau den mittleren Zehen entspricht, zeigt sich für die beiden letzten primitiven Tarsalia insofern eine Veränderung als sie durch ein einziges Stück, welches meist eine bedeutende Grösse erreicht, repräsentirt werden. Dugès hat dieses Stück mit Recht als „Cuboide“ bezeichnet, sowie er eben so richtig die drei inneren Tarsalia den drei Keilbeinen und das Centrale dem Sca-

*) Op. cit. p. 167.

phoideum der Säugethiere verglich. In der Bildung eines einzigen Stückes aus den zwei letzten Tarsalien ist somit ein Unterschied gegeben gegen die Verhältnisse bei Salamandra, Siredon und Menopoma. Es scheint dieser Unterschied ein nicht erst im Laufe der individuellen Entwicklung erworbener zu sein, denn ich finde dieselben Verhältnisse schon bei Larven von Tritonen.

Von diesen bei den geschwänzten Amphibien verbreiteten Einrichtungen des Tarsus zweigt sich noch innerhalb der Amphibien eine Form der Fusswurzelbildung ab, welche nicht in höhere Zustände der Wirbelthiere sich fortentwickelt. Es beschränken sich diese Verhältnisse auf die ungeschwänzten Amphibien, vielleicht können auch die bei Proteus getroffenen Zustände als solche abgeleitete sich herausstellen, indess fehlen, wie bereits oben bemerkt, hierfür alle thatsächlichen Anhaltspunkte.

Betrachten wir die gesammte Gliedmaassenbildung der ungeschwänzten Amphibien, so treffen wir mit einer relativ grösseren Beweglichkeit eine vollständigere Entwicklung der Gelenke; der Fuss ist nicht ausschliesslich, oder doch vorzugsweise Ruderorgan, sondern vermittelt noch die Bewegung beim Sprunge, er bewegt sich vornehmlich in zwei Gelenken, einem Tarso-crural- und einem Tarsotarsal-gelenke. Das Eigenthümlichste der Fusswurzel bei den Urodelen besteht in einer Verminderung der Anzahl der Tarsusstücke und einer Verlängerung der Stücke der ersten Reihe. Letzterer gehören nur zwei Stücke an, von denen das innere als Astragalus, das äussere als Calcaneus gedeutet wird, nachdem der durch Schüler Rudolphi's gewagte Versuch aus diesen beiden Stücken ein „crus secundarium“ zu bilden scheitern ging. Ob aber die obige Deutung wirklich eine genügende ist, scheint mir noch keineswegs ausgemacht; wenn ich die Verbreitung des Vorkommens von drei Stücken in erster Reihe in Erwägung ziehe und dabei noch den Umstand berücksichtige, dass überall da, wo bei den Amphibien die erste Reihe des Tarsus nur aus zwei Stücken besteht, die beiden Knochen des Unterschenkels verwachsen sind, so möchte ich zwischen diesen beiden Thatsachen einen inneren Zusammenhang erkennen und mich der Annahme hinneigen, dass das Intermedium gänzlich fehle, schon in jenen Zuständen, aus denen die ungeschwänzten Amphibien sich zunächst hervorbildeten, durch allmähliches Schwinden zum Ausfall gekommen sei. Es wäre dann kein Astragalus vorhanden, sondern nur ein Tibiale mit einem dem Calcaneus wirklich entsprechendem Fibulare. Bezüglich der Ableitung des Verschwindens des Intermedium vom Verwachsen der beiden cruralen Knochen ist das ursprüngliche Auftreten des Intermedium zwischen den Enden von Tibia und Fibula von grosser Wichtigkeit. Jedenfalls dürfte die angeführte Ansicht, die sich auf nahe vorausgegangene Formzustände stützt, mehr Berichtigung verdienen, als die andere von weit entfernten Vergleichsobjecten hergenommene.

Doch sei hier nicht übergangen, dass ich diese meine Ansicht noch nicht als Behauptung hinstellen möchte.

Die beiden ersten Stücke des Tarsus zeigen die Tendenz sich an beiden Enden eng mit einander zu verbinden, am vollkommensten ist das bei den Fröschen der Fall, wo ein gemeinsamer Epiphysenknorpel, der im späteren Alter verkalkt, eine innige Verbindung bewerkstelligt. Bei *Pelobates* finde ich am unteren Ende beider Stücke einen zwar gemeinsamen, aber sehr dünnen Knorpel angefügt. Die Kröten besitzen eine ursprüngliche Trennung auch an den knorpeligen Enden, so dass also jedes Stück seinen besonderen Epiphysenknorpel aufweist. So finde ich es bei jüngeren Exemplaren von *Bufo vulgaris* und *Bufo variabilis*. Bei sehr alten Exemplaren von *Bufo vulgaris* finde ich sowohl oben als unten eine Vereinigung durch den verkalkten Epiphysenknorpel zu Stande gekommen. Bei *Bufo biporcatus* (Taf. IV. Fig. 12. A. C.) sind die unteren Epiphysen zwar gleichfalls getrennt, aber ihre Knorpelstücke liegen mit einer ansehnlichen Fläche dicht aneinander, dorsal betrachtet fast das Ansehen einer Verschmelzung bietend. Ein horizontaler Querschnitt zeigt, dass auch die deutlichere plantare Trennung nur eine äusserliche ist, und dass wenig unter der Oberfläche eine Verwachsung stattfindet. Bei *Bombinator* (Taf. IV. Fig. 11. A. C.) ist die Trennung an beiden Enden eine vollständige.

Zwischen dem Metatarsusabschnitte des Fusses und den beiden mit einander verbundenen ersten Tarsusstücken liegt nur eine einzige Reihe von grösstentheils knorpelig bleibenden Tarsalelementen, welche von der Innenseite nach aussen hin rudimentär werden. Man nimmt nach Dugès in diesem Abschnitte fünf Stücke an. Beim ersten Anblicke dieser Reihe möchte man glauben, dass sie die Aussenseite des Fusses nicht erreiche und dass die beiden äusseren Metatarsalien dem Fibulare (Calcaneus der Autoren) unmittelbar angefügt seien. Ein solches von den früheren Untersuchern allgemein angenommenes Verhalten*) ergibt sich durchgehend an trockenen Skeleten. Eine genauere Untersuchung, namentlich an mikroskopisch zu prüfenden Flächenschnitten lehrt Anderes. Es bietet sich nämlich dieser ganze Tarsusabschnitt als ein bis zum äusseren Fussrande reichendes Continuum dar, welches zwischen Tibiale und Fibulare einerseits und den Metatarsus andererseits eingeschaltet ist, theils aus Knorpel gebildet und dann im erwachsenen Zustande häufig verkalkend, theils nur durch ligamentöse Gebilde repräsentirt. Der durch letztere dargestellte Theil des Tarsus treunt in allen von mir untersuchten ungeschwänzten Amphibien das Metatarsale V von dem Epiphysen-

*) Vergl. Meckel, System der vergl. Anatomie. Th. II. Abth. 1. S. 489; dann Cuvier, Oss. foss. II. Ed. vol. X. p. 308.

stück des Fibulare, häufig auch noch einen Theil oder die ganze Basalfläche des Metatarsale IV. Letzteres Verhalten finde ich sehr deutlich bei *Pelobates* (Taf. IV. Fig. 8) ausgebildet, wo eine dünne Bandmasse von einem weiter nach innen zu liegenden Knorpelstücke (3) (dem Cuboide Dugès) unmittelbar beginnend gegen den äusseren Fussrand zieht, und sich dort, sowie oben und unten mit dem Kapselbände des Tarso-metatarsalgelenkes verbindet. Sie theilt so das zwischen dem Fibulare und dem IV. und V. Metatarsale befindliche Gelenk in zwei gesonderte Räume und bewirkt jedenfalls dass die beiden äusseren Metatarsalien nicht unmittelbar an den oberen Abschnitt der Fusswurzel stossen, wie es allgemeine Annahme ist. Wenn auch nicht durch Knorpel oder Knochengewebe gebildet, ist dieser Theil dennoch als zum Tarsus gehörig selbst anzusehen. Er repräsentirt in ligamentösem Zustande Theile, die unter anderen Verhältnissen als Knorpel gebildet sind. Aehnlich wie bei *Pelobates* finde ich das Verhalten bei *Hyla* (*H. palmata*), *Rhinoderma* (*Rh. Darwinii*), *Bufo* und *Rana*. Unter den Kröten zeigen die beiden einheimischen das Ligament über den fünften Metatarsus hinausreichend, wie bei *Pelobates*; bei *Bufo biporc.* inserirt es sich an die Tarsalfläche des fünften Metatarsale (Taf. IV. Fig. 13), wodurch sich eine auch den Beweglichkeitsverhältnissen entsprechende innigere Zusammengehörigkeit des zweiten Tarsusabschnittes und des Metatarsus zu erkennen giebt. Wenn man das auf ein blosses Ligament reducirte Tarsusstück einem der bei den übrigen Amphibien nachgewiesenen Elementarstücke vergleichen will, so kann man in ihm nur nach Massgabe der Betheiligung des Metatarsus das Tarsale⁴ u.⁵ erkennen, welches bei den Tritonen schon durch ein einziges Stück dargestellt war. Wenn nun dieser die beiden letzten Metatarsalia tragende Tarsusabschnitt, mag er durch Ein Stück, oder durch zwei repräsentirt werden, als Homologon eines Cuboideum angesehen werden muss, wie solches auch Dugès für die Tritonen anerkannt hat, so kann das nach innen zu Folgende grössere Knorpelstück, welches die zwei oder drei mittleren Metatarsalia trägt, nicht als Cuboideum gedeutet werden. Es ist dieser Theil von sehr verschiedener Ausdehnung und Beschaffenheit. Bei den Fröschen wird es aus einem Stück gebildet, welches mit dem anderen sich an es anschliessenden Stücke zum grossen Theile knorpelig bleibt. *Bombinator* besitzt im Innern der sämtlichen Stücke dieser Reihe kleine durch verkalkten Knorpel gebildete Knochenkerne. Bei *Hyla*, bei *Pelobates* und *Rhinoderma* ist der ganze Abschnitt knorpelig. Was die Ausdehnung dieses Stückes angeht, so finde ich es am grössten bei *Rana* (Taf. IV. Fig. 10.²⁻³), einen Theil des zweiten und den ganzen dritten und vierten Metatarsalknochen tragend. Bei *Bufo* (Taf. IV. Fig. 12.³) trägt es, vorzüglich an der Plantarfläche entwickelt, gleichfalls die drei mittleren Metatarsalia, jedoch derart, dass sowohl vom dritten als vom fünften nur ein Theil der Basalfläche an es stösst. Bei *Pelobates* (Taf. IV. Fig. 8.³) wird ein Theil des

zweiten und der ganze dritte Metatarsusknochen von ihm getragen und ähnlich trifft es sich auch bei *Hyla*, *Rhinoderma* und *Bufo*. Am beschränktsten ist seine Ausdehnung bei *Bombinator*, bei welchem es nur das dritte Metatarsale (Taf. IV. Fig. 11) und eine kleine Facette des vierten trägt. Gegen den inneren Fussrand zu folgen, wie es scheint bei der Mehrzahl der ungeschwänzten Amphibien noch zwei gesonderte Knorpelstücke, bei *Rana* die sich *Phryniscus* anschliesst, nur eines. Ebenso bei *Pseudes*.*) Bei den letzteren sieht man also zwischen Metatarsus und der ersten Tarsusreihe zwei, bei *Bufo*, *Hyla*, *Rhinoderma*, *Bombinator* und *Pelobates* drei gesonderte Stücke; alles was sich am inneren Fussrand noch an diese Tarsusreihe anschliesst, hat kein Recht noch zum Tarsus gezählt zu werden, da es sowohl nach oben als nach unten ausser Verbindung mit dem Fussskelete ist. Solche an den Tarsusrändern liegende Stücke gehören vielmehr, wie überall der Augenschein lehrt, in die Kategorie der Sesambeine oder der accessorischen Verknöcherungen, die durch eine gewisse Constanz ihres Auftretens dem weniger Bewanderten als typische Skeletstücke erscheinen mögen. Es wird dies noch besonders erhärtet werden, wenn es gelingt, die übrigen Tarsusstücke sämtlich nachzuweisen.

Die gegenseitigen Beziehungen der inneren Stücke sind eben so verschieden wie deren Verhalten zum Metatarsus und zum Epiphysenknorpel des Tibiale. Bei *Bufo* ist das zweite Stück keilförmig zwischen das Dugès'sche „Cuboïde“ und das äussere dritte Stück eingebettet; bei *Pelobates* wird es zum grossen Theile vom Fussrücken her durch das „Cuboïde“ gedeckt und durch dieses zugleich von der Gelenkbildung mit dem ersten Tarsusabschnitte ausgeschlossen. Bei *Rhinoderma* articulirt es dagegen mit dem Tibiale. Bei *Bombinator* ist es auffallend stärker als das erste Stück, so dass das ihm vorzugsweise angefügte Metatarsale II mit seiner Basis nicht in gleicher Linie mit dem Metatarsale III steht, ein Verhältniss, welches bei Larven mehr als bei Erwachsenen auffällt. Da überall, wo dieses zweite Stück vorhanden, das Metatarsale II ihm mit mehr oder minder grosser Fläche verbunden ist, so hat Dugès gewiss recht, wenn er annimmt, dass bei den Fröschen, deren erstes Stück mit dem Metatarsale I auch noch das Metatarsale II trägt, zwei, bei den übrigen *Amphibia ecaudata discret* vorkommende Stücke mit einander verschmolzen seien. — Hinsichtlich des dritten Stückes dieser Reihe bemerke ich Folgendes: Seine Grösse ist ebenso wechselnd als die der beiden andern, relativ am bedeutendsten ist es bei *Bombinator*, sehr breit erscheint es bei *Bufo vulgaris*, bei den anderen hat es mit dem zweiten Stücke ziemlich gleichen Umfang. In allen Fällen

*) Anmerkung. Die für *Pseudes* schon bei den Fingern erwähnte eigenthümliche Vermehrung der Gliederzahl findet sich in ganz gleicher Weise auch am Fusse, das überzählige Glied ist zwischen dem letzten und vorletzten eingeschaltet.

articulirt es mit dem Tibiale, trägt das Metatarsale I und hat ausserdem noch einige Knorpelstückchen an seiner Innenseite sitzen. Es sind dies die Unterlagen des Ballens der Innenzehe, beide bei *Pelobates* ossificirt und das grössere von ihnen eben da mit einem schneidenden Rande versehen, das „Messer“ bildend. Fig 8. *a. a'* auf Taf. IV giebt von dem Verhalten der beiden accessorischen Knochen, von denen der grössere *a'* mit einer messerartigen Schneide vorspringt, nur eine unzureichende Vorstellung, da die Zeichnung nach einem Horizontalschnitte gefertigt ist, und wesentlich die wahren Tarsalstücke demonstrieren soll.) Dieselben Theile existiren auch bei *Hyla* (*H. palmata*) und *Rana*, allein um vieles schwächer entwickelt. Bei *Bufo vulgaris* finde ich nur ein einziges grösseres Stück, welches verkalkt ist, bei *Bufo biporcatus* und *Bombinator* ein kleineres, welches anscheinend knorpelig bleibt.

Ueber diese beiden am Innenrande der zweiten Tarsusreihe sitzenden Stücke sind mehrfache Ansichten kund geworden. Einmal wurden sie als Rudimente einer sechsten Zehe angesehen, wobei dann das erste Stück einem Metatarsale, das zweite, bei *Pelobates* messerförmige, einer Phalange entspräche. Als Stütze dieser Ansicht kann nur die äussere, ganz oberflächliche Aehnlichkeit genommen werden und es liegt durchaus keine sie tiefer begründende Thatsache vor, nach der man bei jeder vernünftigen Aufstellung doch viel eher fragen muss, als nach dem Beweise des Gegentheils. Eine zweite Ansicht rührt von Dugès*) her. Dieser Autor betrachtet die beiden dem Ballen der Innenzehe unterliegenden Knöchelchen als das zweite und erste Keilbein, dazu kommt er mit Hülfe einer höchst sonderbaren, ja sogar bedenklichen Hypothese. Er sagt: „Dans cette hypothèse il semblerait que les muscles nombreux et robustes qui garnissent les deux faces du pied aient rapproché violemment le métatarse des grands os tarsiens, refoulant les petits os vers le côté interne, et forçant le scaphoïde de s'interposer entre les cunéiformes.“ Es soll also die Reihe der drei Keilbeine durch einen Gewaltact (violemment) zerreißen und das Scaphoïdeum zwischen sie eingebettet worden sein, wodurch zwei der Keilbeine ganz aus ihrer ursprünglichen Lage herausgedrängt und auch die ganze zweite Reihe des Tarsus vom äusseren Fussrande gegen den inneren zu herausgeschoben wurde! Bei aller Achtung vor dem Werthe mechanischer Einflüsse bei der Gestaltung einzelner Skelettheile bin ich doch nicht im Stande mir für die Bildung des Batrachierfusses die Dugès'sche Vorstellung auch nur für einen Augenblick anzueignen. Solche Deutungen haben offenbar ihren Grund in einer geringen Würdigung, oder in wenig Verständniss des grossen in allmählichen Umwandlungen sich äussernden Naturganges. Sie setzen ein gewisses Grundschema

*) Op. cit. p. 77.

voraus, wie dies die vergleichende Anatomie einer früheren Zeit vom menschlichen Körper hernahm, und suchen, anstatt die Theile in ihrer Veränderung zu erkennen und zu verstehen, überall das Gleiche aus den fremdartigsten Gebilden zusammen zu setzen. Dabei bedarf es dann natürlich der Annahme gewaltsamer Einwirkungen. Wie wenig man jedoch nöthig hat, solche zur Deutung der Tarsusstücke zu Hülfe zu rufen, werde ich sogleich darzulegen versuchen.

Wenn ich mich zur Deutung der zweiten Reihe der Tarsusstücke wende, nachdem ich sie vorhin beschrieben, so muss ich vor Allem den schon oben angeführten Umstand betonen, dass diese Reihe eine durchgehende ist, dass da, wo gegen den Fussrand zu eine, nach der Angabe aller Vorgänger deutliche Lücke scheint, indem der Metatarsus dort an das Fibulare (Calcaneus der Autoren) sich unmittelbar anschliesse, in der That keine solche Unterbrechung existirt, indem vom äusseren Fussrand her, oder doch vom Metatarsale V an ein Zwischenband zum nächsten Stücke der zweiten Reihe hinzieht, und sich unmittelbar mit diesem verbindet. Was zwischen dem Fibulare und den äusseren Metatarsalien liegt, wird den beiden äusseren Tarsalien (Tars. ⁴, ⁵) der Perennibranchiaten, Derotremen und Salamander, oder dem aus diesen beiden Stücken hervorgegangenen einfachen Stücke (Cuboïdeum) der Tritonen homolog sein müssen, denn wir erkennen ja doch die Theile vorerst nur nach ihrer Lagerung. Es wird diese Auffassung in keiner Weise dadurch gestört, dass an der Stelle von Knorpeln ein „Ligament“ sich befindet. Sind doch im typischen Skelete so viele Theile in einem Falle knorpelig oder knöchern, im anderen nur durch sogenannte Ligamente d. h. durch faseriges Bindegewebe dargestellt. So ist auch hier ein sonst durch Knorpel gebildetes Tarsusstück durch Bindegewebe ersetzt, welches seinen morphologischen Werth nicht bloss durch die Lagerung zwischen der ersten Tarsusreihe und dem Metatarsus, sondern auch durch seine continuirliche Verbindung mit dem nächsten Knorpelstücke der zweiten Reihe recht deutlich kund giebt. Man könnte aber jene Fälle, in welchen das Zwischenband nicht ganz bis zum äusseren Fussrand reicht, sondern an der Basalfläche des Metatarsale V endet, z. B. bei *Bufo biporcatus* (Taf. IV. Fig. 13) als meiner Deutung entgegenstehend betrachten, indem man da hervorheben könnte, dass doch ein Theil des Metatarsus unmittelbar an's Fibulare stosse. Hiegegen habe ich nur das Eine anzuführen, dass eben in jenem Falle die Basalfläche des Metatarsale V von einem Theile des damit verschmolzenen ligamentösen Tarsusrudimentes gebildet wird, dass also aus jener scheinbar gegentheiligen Thatsache nur hervorgeht, dass ein Theil des Tarsus sich auch unmittelbar mit dem Metatarsus verbinden, mit ihm verschmelzen kann und damit in den allgemeinen Lagerungsbeziehungen nicht das Mindeste ändert. Wie die Erscheinung der Verschmelzung von Tarsalien mit Metatarsalien eine den Fuss skelet-

Einrichtungen häufig zu Grunde liegende ist, werden später beizubringende eclatante Fälle erläutern. Wir hätten also in jenem Ligamente ein rudimentäres Tarsusstück zu sehen, welches den zwei äussersten primitiven Tarsalien zweifellos entspricht.

Gegen die Innenseite des Fusses hin kommen jetzt noch drei, respective zwei Stücke in Betracht. Bei *Rana* von aussen nach innen zu ein grösseres (Fig. 10, ^{2, 3}), welches Cuvier seiner Gestalt nach einem Scaphoideum vergleicht, und dann ein kleineres (¹). Bei anderen ungeschwänzten Amphibien folgen auf das grössere noch zwei kleinere. Das grössere, welches das Metatarsale III vollständig, häufig auch noch das Metatarsale II und IV zum Theile trägt, wurde von Dugès als das verdrängte „Cuboïde“ angesehen. Das nächste hält er für das dritte Keilbein, das letztere innere endlich für das Scaphoideum. Da das Cuboïdeum nur aus dem Tarsale ⁴ u. ⁵ entstehen kann, wir aber schon ein Homologon für diese Theile im mehrfach vorgeführten Zwischenbände nachgewiesen haben, so kann bei dem fraglichen Knorpelstücke es sich nicht mehr um ein Cuboïdeum handeln, und es kann, wenn ich in dieser Schlussfolgerung weiter fahre, das folgende Stück auch nicht das dritte Keilbein sein, um so weniger, als es in keinem Falle auch nur einen Theil des dritten Metatarsale aufnimmt; und dass ein Scaphoïdeum einen Theil des Metatarsale V, oder dasselbe, wie z. B. bei *Bombinator*, ausschliesslich trage, ist völlig ohne Analogie. Nehmen wir anstatt von einer alle Verhältnisse verschiebenden Hypothese auszugehen, einfach die aus der vorgeführten Reihe von Amphibien sich ergebenden Thatsachen, so sehen wir in den drei resp. zwei Stücken der zweiten Tarsusreihe, wie verschiedenartig sie auch im einzelnen Falle gestaltet seien und wie mannichfaltig sich auch ihre Beziehungen im Detail zeigen mögen, dennoch ein ganz bestimmtes Verhalten zu den Metatarsalien durchgeführt. Es ergibt sich nämlich, dass überall, wo zwei Stücke bestehen, das grössere (Cuboïde nach Dugès) dem dritten und zweiten, das kleinere, am inneren Fussrande gelagerte (Scaphoïde nach Dugès) dem ersten Metatarsale entspricht. Wo drei Stücke vorhanden sind, trägt jedes je eines der drei ersten Metatarsalien. Diese Beziehung zu dem Metatarsus ist zwar insofern etwas variabel, als das eine oder das andere Stück mit je zwei benachbarten Metatarsalien articuliren kann, aber eben aus dem grossen Breitengrade dieser Schwankung ergibt sich ein geringer Werth gerade für dieses Verhältniss, über welches sich die dadurch nie ganz aufgehobene Beziehung zu einem bestimmten Metatarsale als feststehend erhebt. *Bombinator* zeigt die Beziehungen der drei Stücke zu den drei inneren Metatarsalien am übersichtlichsten und wir können von da aus gegen die Deutung dieser Stücke als Tarsale ^{1, 2, 3} kaum einen Zweifel erheben. Wenn die ersten drei Tarsalia den Keilbeinen entsprechen, so trägt das erste dieser drei hier, wie in allen Fällen,

das Metatarsale I, das zweite das Metatarsale II, das dritte das Metatarsale III. *Rana* und *Phryniscus* besitzen das Tarsale ² u. ³ zu einem Stücke vereinigt; mit welchem dann das Metatarsale II und III verbunden sind.

Indem wir, von der Aussenseite des Fussrandes beginnend, in der zweiten Reihe des Tarsus zuerst eine einem Cuboïdeum-Rudimente entsprechende Bandmasse treffen, auf welche drei, die drei ersten Metatarsalia tragende Stücke folgen, ergiebt sich die Deutung der am inneren Fussrande vorhandenen Stücke von selbst. Dass sie nicht typische Stücke des Fuss skeletes sein können, folgern wir per exclusionem. Sie finden sich bei keiner niedriger stehenden Amphibienform auch nur in einer Andeutung vor, und sind daher als erworbene Eigenthümlichkeiten des Fuss skeletes der ungeschwänzten Amphibien anzusehen, als Gebilde, die bald nur als kleine Knorpelchen oder Knöchelchen, (*Rana*, *Bufo*) bald als grössere, zuweilen sogar sehr ansehnliche Knochenstücke (*Pelobates*, *Cultripes*) auftreten. Einen ähnlichen Charakter trägt das unter der Verbindung des Fibulare mit dem vierten Metatarsale gelagerte Knöchelchen, welches, besonders bei *Pipa* ansehnlich, nur als Sesambein aufgefasst werden kann, und das Gleiche gilt von den in derselben Gattung vorkommenden Knochenstückchen hinter dem Tarso-Cruralgelenk.

Am Fuss skelete der *Amphibia ecaudata* wären somit nach dem Vorhergehenden alle in den Unterabtheilungen getroffene Elemente des Tarsus nachweisbar bis auf das Intermedium, dessen Fehlen bereits früher berücksichtigt wurde, und das sonst zwischen der ersten und zweiten Reihe des Tarsus lagernde Centrale. Hinsichtlich des letzteren ist nach Zurückweisung der Dugès'schen Annahme von der mechanischen Verdrängung der Fusswurzelknochen und dem Hervortreten des Scaphoïdeum zwischen das Tarsale secundum und tertium, im ganzen Tarsus kein Theil mehr vorhanden, der auf das Centrale (Scaphoïdeum) bezogen werden könnte. Ich kann daher nur das Fehlen dieses Stückes constatiren und auf den damit verbundenen Mangel des benachbarten Intermedium hinweisen.

Auf welche Weise das Centrale im Tarsus der ungeschwänzten Amphibien verschwand, ob seine Anlage allmählich in die Anlage der beiden langen Knochen des Tarsus aufgenommen wurde, oder ob es nach und nach in einen rudimentären Zustand überging, etwa dem der beiden äusseren Tarsalia ähnlich, und in diesem verschwand, das Alles kann bis jetzt noch nicht entschieden werden. Wenn es in seiner Anlage in anderen Tarsusstücken aufging — worunter ich mir einen Vorgang denke, der nicht im Laufe der individuellen Entwicklung bemerkbar ist, wie die Untersuchung von Larvenzuständen dieser Thiere durchaus nichts derartiges aufweist — so dürfte das nur das Tibiale, oder der dem Tibiale und Intermedium entsprechende Tarsustheil sein, da, wie die Reptilien lehren, die Beziehungen des Centrale zu den Stücken der ersten Reihe viel inniger sind als zu denen der zweiten.

Fassen wir kurz die Eigenthümlichkeiten zusammen, welche den Tarsus der ungeschwänzten Amphibien von dem der geschwänzten unterscheiden, so ergeben sich erstlich auf der ersten Reihe nur zwei Stücke, wahrscheinlich dem Tibiale und Fibulare nur zum Theile analog, zur Entwicklung gekommen, bilden aber ansehnlich lange, meist oben und unten mit einander innig verbundene Knochen, welche den ersten Tarsusabschnitt wie aus einem Stücke gebildet erscheinen lassen. Ein Centrale fehlt. Von den den geschwänzten Amphibien zukommenden die Metatarsalia tragenden Tarsalien ist an der Stelle der beiden äusseren eine Bandmasse vorhanden, indessen die drei inneren unter mannichfaltigen, aber nicht wesentlich erscheinenden Gestaltveränderungen bestehen. Zuweilen können zwei dieser Stücke unter einander verbunden sein, so dass für die ganze vordere Reihe nur zwei Tarsalia existiren.

Ausser diesem die Zahlen- und Verbindungsverhältnisse berührenden Unterschiede treffen sich noch andere, auf die ich nicht minderen Werth legen möchte und die zum Theile mit den oben beim Carpus aufgeführten zusammenfallen. Während bei den geschwänzten Amphibien ohne Unterschied der einzelnen Gruppen derselben die einzelnen Tarsusstücke platte, mosaikartig an einander gelagerte, den ganzen Tarsus zu einem flachen breiten Abschnitte der Extremität gestaltende Theile waren, die unter sich wenig auffällige Verschiedenheiten darboten, sehen wir bei den ungeschwänzten Amphibien die Gleichartigkeit der Stücke aufgehoben und den oberen und unteren Abschnitt fast gegensätzlich differenzirt. Jeder Tarsusknochen oder Knorpel besitzt seine charakteristische Gestalt und die der ersten Reihe bleiben niemals im knorpeligen Zustande, sondern werden in wahres Knochengewebe übergeführt und besitzen den Bau der Röhrenknochen. Aus alledem geht hervor, dass so wenig wie beim Carpus auch beim Tarsus ein unmittelbarer Anschluss an die geschwänzten Amphibien besteht, und dass im Ganzen genommen beide Abtheilungen durch eine viel längere Reihe uns bis jetzt noch gänzlich unbekannter Zwischenformen verbunden sein müssen, als man bei oberflächlicher Berücksichtigung der Metamorphosenverhältnisse der ungeschwänzten Amphibien anzunehmen geneigt ist.

Unter den Reptilien finde ich nach Untersuchung einer grösseren, den einzelnen Abtheilungen angehörigen Anzahl von Arten drei verschiedene Formzustände des Tarsus, die zwar unter sich einen etwas engeren Zusammenhang erkennen lassen als die beiderlei Tarsalbildungen der Amphibien, aber dennoch sehr scharf nach den drei mit entwickelten Hinterextremitäten versehenen Ordnungen

der Eidechsen, Schildkröten und Crocodile sich sondern. Theils wird dies durch im Tarsus selbst liegende Eigenthümlichkeiten, theils durch besondere Beziehungen zum Skelete des Unterschenkels und des Metatarsus hervorgebracht.

Den früher entwickelten Grundsätzen gemäss, will ich auch hier die den niederen Zuständen näherstehenden, somit die ursprünglicheren Formen länger bewahrenden, den davon entfernteren, ungebildeteren vorangehen lassen, wenn sich auch dieses Verhältniss nach der einmal üblichen, obgleich nach meiner Meinung noch keineswegs fest begründeten Anschauung mit den übrigen Organisationszuständen nicht im völligen Einklang finden mag. Als solche niedere Zustände verstehe ich nicht etwa jene Verhältnisse, in welchen eine Vereinfachung des Baues durch Verbindung einzelner Stücke untereinander, oder durch Rückbildung, Verkümmerung und endlich durch gänzliches Verschwinden von anderen Stücken hervorgebracht ward. Wie schon die Bezeichnung der solche Verhältnisse bedingenden oder vermittelnden Vorgänge deutlich ausdrückt und zwar nicht etwa blos in symbolischer Weise, setzen diese Formen andere Zustände voraus, von denen sie mehr oder minder weit entfernt sind, lassen also zwischen sich und den vorausgesetzten Formen eine durch eine verschieden lange Reihenfolge von bekannten oder erst zu supponirenden Uebergangszuständen auszufüllende Lücke. Diese wird um so beträchtlicher sein müssen, je mehr die scheinbare Vereinfachung, Verkümmerung etc. eine ausgeprägte ist, und dadurch entfernen sich jene in aufsteigender Linie viel weiter von den Grundformen als andere, in denen mehr eine Fortentwicklung der Theile vorhanden ist.

Solche, die früheren Verhältnisse noch fortsetzenden, und wenigstens auf die Bildung des Fuss skelets den niederen Zuständen näherstehende Reptilien sind die Schildkröten. Es lassen sich hier fast alle bei den geschwänzten Amphibien getroffenen Stücke in denselben Beziehungen nachweisen und eine Vergleichung der bei verschiedenen Familien vorhandenen Eigenthümlichkeiten ergiebt nicht nur eine ununterbrochene Reihe einzelner Entwicklungszustände, sondern liefert auch Erläuterungen für die bei Crocodilen und Eidechsen sich ergebenden Verhältnisse, zudem lassen sich auch hieran, wie das schon von Owen richtig erkannt wurde, die Einrichtungen des Säugethier-Tarsus, bezüglich seiner Elementartheile unmittelbar anreihen.

Die einzelnen Stücke des Tarsus ordnen sich wie bei den geschwänzten Amphibien in zwei Querreihen, zwischen welche noch ein einzelnes Stück eingeschaltet ist. Die erste Reihe zeigt im höchsten Falle zwei Stücke auf, ein grösseres, bei allen Schildkröten mehr breites als langes Stück verbindet sich mit der Tibia und einem grossen Theile des unteren Endes der Fibula (Taf. V. Fig. 1. A). Ich will dieses Stück, wie es schon von Owen geschah, als Astragalus bezeichnen,

da das ihm nach aussen dicht anliegende nur mit einem Theile der breiten Fibularendfläche verbundene meist cubisch gestaltete Knochenstück (*f*) offenbar dem Fibulare der geschwänzten Amphibien entspricht, ein Intermedium somit nicht vorhanden ist, und das erst erwähnte grössere Stück folglich nicht als blosses Tibiale angesehen werden kann. Ueber das Schicksal des Intermedium ist schwer Aufklärung zu geben, allein die Annahme, dass es mit dem primitiven Tibiale sich zu einem Stücke, dem Astragalus, verbunden hat, dass also der letztere aus zwei ursprünglichen, bei den geschwänzten Amphibien vorhandenen hervorgegangen, ist nicht zu unterdrücken. Die Beziehung des Astragalus der Schildkröten zur Fibula, die vom Tibiale bekanntlich weit entfernt ist, begründet diese Annahme ebenso wie die Würdigung gewisser Sculpturverhältnisse des Astragalus bei Chelydra. Dass hier einmal eine Trennung bestand, zeigt sich am ausgebildeten Fusse nicht undeutlich. Der Astragalus von Chelydra zeigt aber ausser jener Trennungsspur noch eine andere, indem er an seinem vorderen resp. unteren Theile eine gelenkkopfartige Vorrangung bildet (Taf. V. Fig. 1. *c*), welche von den Tarsalien im Halbkreise umgeben wird. Sowohl dorsal als plantar ist diese Vorrangung von der Hauptmasse des sehr in die Quere gedehnten Astragalus durch eine Furche abgesetzt und es kann kein Zweifel bestehen, dass hier kein besonderes Skeletstück sich mit dem Astragalus verbunden hat, als welches nur das Centrale der Amphibien in Betracht kommen kann. Von der Plantarfläche aus gesehen, ist diese Verbindung deutlicher als auf der dorsalen, indem hier in der Trennungsfurche ein Knorpelstreif eindringt, wodurch die Verwachsung unvollständig sich darstellt. Bei Chelydra ist also das bei den Amphibien noch discrete Centrale im Begriffe mit dem Astragalus zu verwachsen. In ähnlicher Weise ist auch bei Chelys das Centrale mit Hinterlassung derselben deutlichen Grenzspur an den Astragalus getreten, wie durch Cuvier*) seit langem bekannt ist. In den übrigen Familien der Chelonier ist diese Grenze, wenigstens im späteren Alter nicht mehr nachweisbar und es ist das Centrale völlig in den Astragalus aufgegangen. So ist es für Trionyx, Chelonia, Emys und Testudo erwiesen; bei den beiden letzteren Gattungen bildet der durch das Centrale dargestellte Theil des Astragalus immer noch einen ansehnlichen Vorsprung, der in eine von den Knochen der zweiten Reihe gebildete Vertiefung eingreift. Die mechanische Bedeutung dieses Knochens in Beziehung auf den zweiten Abschnitt des Tarsus ist daher, selbst bei völliger Verwachsung mit dem Astragalus nicht verloren gegangen. Dem Astragalus ist bei Emys auch noch das Fibulare (Calcaneus) verwachsen, so dass hier in der ersten Tarsusreihe ein einziger Knochen (Taf. V. Fig. 3. *f. A. c.*) vorkommt, an dessen Stelle bei den ge-

*) Oss. foss. vol. IX. p. 434.

schwänzten Amphibien vier einzelne Stücke vorhanden sind. Eine höchst eigenthümliche Verbindung geht das Fibulare bei *Trionyx* ein; wie aus der von Cuvier gegebenen Beschreibung und Abbildung sichtbar ist, verbindet es sich mit dem Tarsale ⁴ u. ⁵, welche beide bei den übrigen Schildkröten ähnlich wie bei den Tritonen zu einem dem Cuboideum der Säugethiere entsprechenden Stücke vereinigt sind. Es finden sich dem entsprechend in der zweiten Reihe, wie es scheint regelmässig vier gesonderte Knochen, indem ausser dem am äusseren Fussrande liegenden das Metatarsale IV und V tragenden Cuboideum (Taf. V. Figg. 1, 2, 3 C) noch die drei ersten Tarsalia mit den drei ersten Metatarsalia verbunden vorhanden sind. Diese drei offenbar den Keilbeinen des Säugethierfusses homologen Stücke treten hier schon in bestimmteren, individualisirteren Formen auf, sind plantar stärker als dorsal, und beschreiben mit dem Cuboideum eine gegen die erste Reihe zu concave Linie, welche das Centrale, oder vielmehr den diesem entsprechenden Vorsprung des Astragalus (oder des Astragalo-Calcaneus) umfasst. Das Centrale kommt dadurch fast genau in die Mitte des Tarsus zu liegen und erweist sich in dieser Hinsicht dem der geschwänzten Amphibien gleich. Das das Centrale vom inneren Fussrande her begrenzende Tarsale ¹ (Cuneiforme I) zeigt bei *Chelys* nach der von Cuvier gegebenen Abbildung*) eine von den übrigen Cheloniern abweichende Lagerung, indem es mit den andern Tarsalien in gleicher Reihe gerade vor das Centrale tritt und letzteres gegen den inneren Fussrand zu frei lässt. Wenn wir, wie jetzt schon leicht ersichtlich, im Centrale das Naviculare oder Scaphoideum des Säugethiertarsus zu suchen haben, so ist das Verhältniss bei *Chelys* deshalb von grosser Wichtigkeit, weil hier zum ersten Male das Centrale den inneren Tarsusrand erreicht, also aus seiner ursprünglichen in dem ihm von mir gegebenen Namen liegenden Beziehung heraustritt. Ob jedoch dieses auf Cuvier's Angaben hin gedeutete Verhalten wirklich bei *Chelys* sich findet, möchte ich desshalb noch in Frage ziehen, weil es sehr möglich erscheint, dass die zum grossen Theile knorpeligen ersten Tarsalien an dem von Cuvier untersuchten Objecte beim Eintrocknen sich vom inneren Tarsusrand her zusammenzogen und dadurch dem Centrale jene Beziehung zum inneren Fussrand gestatteten.

Die Beweglichkeit der einzelnen Stücke des Tarsus gegen einander wie gegen die nächst oberen und unteren Skelettheile ist eine andere als bei den Amphibien und es ist vor Allem die innige, straffe Verbindung der Knochen der ersten Reihe sowohl unter sich (wenn sie nicht wie bei *Emys* mit einander verschmolzen sind), wie auch mit den Knochen des Unterschenkels charakteristisch.

*) Oss. foss. Pl. 240. Fig. 37.

Das Fibulare legt sich mit ebener Fläche an den Astragalus und es gleitet an ihm bei Streckungen oder Beugungen des Fusses das Cuboïdeum mit den drei Keilbeinen verbunden, wie letztere am gelenkkopfförmigen Vorsprung des Centrale sich bewegen. Die sämtlichen Knochen der zweiten Reihe bilden eigentlich eine Pfanne, welche den vorerwähnten Vorsprung als Gelenkkopf aufnimmt. Da die Metatarsalien an den ihnen entsprechenden Tarsalien ebenso geringe Beweglichkeit besitzen als Fibulare und Astragalus an Fibula und Tibia, so geschieht die Bewegung vorzüglich in dem Intertarsalgelenke und der Tarsus wird dadurch in zwei, in ihren Anschlüssen sehr verschiedenwerthige Abschnitte getheilt.

Die Metatarsalien der Chelonier belaufen sich, der Anzahl der Zehen entsprechend, wie es scheint, immer auf fünf. Bei Testudo, Emys und Chelonia ist eine Längenzunahme bis zum dritten Metatarsale bemerkbar, bei Chelys, Chelydra und Trionyx bis zum vierten. Das fünfte Metatarsale ist bei allen ein platter, fast quadratisch gestalteter Knochen, der an den Aussenrand des Tarsus speciell am Cuboïdeum angefügt ist und bei einigen an seiner vorderen Längsseite den fünften Zehen trägt (Taf. V. Fig. 1—3. V). Wegen der geringen Längeentwicklung dieses Metatarsale erscheint das erste Phalangenstück der fünften Zehe bei mehreren Schildkröten z. B. bei Trionyx in gleicher Reihe mit den Metatarsalien und Cuvier konnte daher in Zweifel sein, ob hier wirklich ein Metatarsale vorliege, oder ein Knochen „ausser der Reihe“. Dass wir in diesem Knochen wirklich ein Metatarsale erkennen müssen, ergibt sich zwar schon bei den Schildkröten durch die Bestimmung der Tarsusstücke, wie durch die Verbindung der fraglichen Knochen mit dem Cuboïdeum, aber noch mehr wird es uns klar durch Vergleichung des Fusses der Eidechsen, in welchem das Metatarsale V viele bei den Cheloniern treffenden Eigenthümlichkeiten besitzt, aber durch grössere Länge die Verhältnisse der übrigen Metatarsalien darbietet. In histiologischer Hinsicht zeigt der Tarsus der Schildkröten die gleichen Verhältnisse wie der Carpus.

Sehr ansehnliche Veränderungen in Zahl und Beziehungen der tarsalen Skelettheile treffen wir bei den Eidechsen, für welche ausser den meist sehr allgemein gehaltenen Angaben über das Vorkommen von einem oder zwei Stücken in der ersten Reihe und von zwei oder drei in einer zweiten Reihe noch gar keine genaueren vergleichenden Untersuchungen angestellt worden sind.

Ziehen wir die erste Reihe in Betracht, so finden wir sie durch einen einzigen Knochen gebildet, der in querer Lagerung an seinem oberen Rande Tibia

und Fibula aufnimmt und zu diesem Zwecke daselbst für die Fibula meist eine pfannenförmige Vertiefung besitzt, indess die Tibia in einer schräg von innen nach aussen abfallenden Ebene sich ihm verbindet. Ich finde dieses Stück bei Repräsentanten aller grösseren Abtheilungen. Wir können es uns in eine tibiale und in eine fibulare Hälfte zerlegt denken. Die fibulare ist schmaler, die tibiale breiter und weit gegen den Fuss vorspringend. An sie stossen unmittelbar das erste und zweite Metatarsale. Die Sculpturverhältnisse des ganzen Stückes variiren ausserordentlich bei den einzelnen Familien und Gattungen, und nicht bloss die an Unterschenkel und die zweite Tarsusreihe stossenden Flächen, sondern auch die vordere und hintere Fläche bieten durch Ein- oder Ausbuchtungen gebildete Eigenthümlichkeiten dar. Eine detaillirte Beschreibung derselben liegt ausserhalb meiner Absicht, da mir das Verständniss der Theile, durch Vergleichung mit den Zuständen verwandter Formen gewonnen, die Hauptaufgabe ist. Bei Monitor scheint dieses grosse Tarsusstück, wie Cuvier*) anführt, durch zwei Stücke repräsentirt zu sein, die aber gleichfalls, unter einander verwachsend, einen einzigen Knochen bilden, wodurch also eine Uebereinstimmung mit den übrigen Sauriern geboten wird. Bei einigen Arten der Gattung Varanus habe ich nur ein einziges Stück gefunden, an welchem keine Trennungsspur vorhanden war. Wenn ich daher annehme, dass die bezügliche Angabe von Cuvier von zwei Stücken richtig ist, so muss ich vermuthen, dass die Untersuchung ein jüngeres Individuum betraf, an welchem noch keine vollständige Verknöcherung vorhanden war. Ausserdem kommen, und zwar in der zweiten Reihe gelagert, bei den meisten auch noch zwei discrete Tarsusstücke vor. In welcher Weise das erst aufgeführte zu deuten ist, zeigt sich beim ersten Anblicke sehr schwierig. Wenn wir Jugendzustände zur Untersuchung nehmen, so finden wir immer die zwei auch bei dem Cuvier'schen Monitor vorhandenen anscheinend mehr oder minder selbständigen Theile, die aber bei genauerer Untersuchung nur von zwei Stellen aus erfolgte Ossificationen eines und desselben Knorpelstückes sind. Ich finde nämlich, dass bei Lacerta dem ganzen Stücke ein gemeinsamer Knorpel zu Grunde liegt, in welchem sehr bald ein Knochenkern inmitten der grösseren tibialen Hälfte erscheint. Ein zweiter Knochenkern tritt in der kleineren fibularen Hälfte des Knorpels auf. Beide wachsen und beim neugeborenen Thiere ist fast der ganze Knorpel durch Verkalkung solidificirt. Es zeigt sich dann das grössere tibiale Stück (Taf. V. Fig. 4. A) durch eine hyaline Knorpellamelle vom kleineren (f) geschieden. Das letztere bietet mit einem Theile des grösseren eine Anfügestelle für die Fibula; die Tibia ist ausschliesslich mit dem

*) Oss. foss. vol. X. p. 95.

grösseren verbunden, später, wie es mir scheint, im zweiten Lebensjahre verwachsen die beiden Stücke völlig unter einander (Taf. V. Fig. 5. *f. A. c*). In dem kleineren Stücke haben wir zweifellos das Fibulare der Schildkröten und ungeschwänzten Amphibien zu erkennen, in dem grösseren das mit dem primitiven Intermedium zum Astragalus vereinigte Tibiale, welchem sich noch, wie bei den Schildkröten das Centrale beigeschlossen hat. Der bei den Schildkröten in der Entwicklung getroffene Vorgang des Eingehens des Centrale in die erste Reihe, ist bei den Eidechsen vollendet, so dass selbst in der Anlage kein Centrale mehr existirt. Dass wirklich das Centrale hier mit dem Intermedium und Tibiale vereinigt ist, ergibt sich sowohl aus dem Fehlen dieses Stückes, als auch aus der eigenthümlichen Form des grossen Knochens der ersten Reihe, der genau an der Stelle, welche noch bei Schildkröten das Centrale einnimmt, schon zum Theile seiner Selbständigkeit beraubt, einen ansehnlichen Vorsprung bildet, (Vergl. Taf. V. Fig. 4 mit Figg. 1 — 3) dem bei den Schildkröten durch's Centrale gebildeten Gelenkköpfe ähnlich. Die Vereinigung des Centrale mit dem Astragalus oder vielmehr mit dem grossen Tarsusknochen muss aber früher vor sich gegangen sein als das Fibulare mit dem Astragalus in eine gemeinsame knorpelige Anlage aufging, denn für Astragalus wie für Fibulare haben sich auch in dem gemeinschaftlichen Knorpel noch auf eine frühere Selbständigkeit hindeutende Erscheinungen erhalten, nämlich das Auftreten besonderer Knochenkerne, von welchen für's Centrale keiner mehr existirt.

Dass die ersten Metatarsalien unmittelbar diesem Vorsprunge (die Ascalaboten ausgenommen) angefügt sind und nicht besondere Cuneiformia dazwischen liegen, stört die gegebene Deutung in keiner Weise, um so weniger, als auch dieser Umstand eine befriedigende Erklärung erhalten wird.

Die Verknöcherung des grossen Tarsalstückes von zwei Puncten aus, habe ich, ausser bei *Lacerta*, auch noch bei *Iguana* (Fig. 6) und *Platydictylus* (Fig. 8) bestätigt gefunden. Der Knochenkern des fibularen Stückes (*f*) ist alle Zeit kleiner als der des tibialen (*A. c*) und so scheint die Bildung eines kleinen fibularen und eines grösseren tibialen Knochens, die aber nur Theile eines einzigen embryonalen Stückes sind, die Regel zu sein, ebenso wie die Verbindung dieser beiden zu einem einzigen. Wie bei *Emys* umschliesst dieses Knochenstück der Saurier vier ursprünglich als getrennte Stücke auftretende Theile. Wenn wir uns den Vorgang nach dem theils bei den Amphibien, theils bei den Schildkröten gesehenen construiren, so wird zuerst das Intermedium mit dem Tibiale zum Astragalus, dem fügt sich dann das Centrale an und so erscheint der bei Embryen und jungen Sauriern sich treffende Zustand bis mit der Verschmelzung des Fibulare ein einziger Knochen aus vier hervorgegangen. Ein

solches Einziges grosses Tarsusstück finde ich ausser bei den schon angeführten Sauriern noch bei Seps, Plestiodon, Lygosoma, Draco*). Für Calotes und Histiurus hat Salverda**) Aehnliches angegeben. Demzufolge muss das Vorkommen eines einzigen grossen Tarsalknochens in der ersten Reihe für die Eidechsen fortan als die Regel angesehen werden, und das Vorhandensein von zwei Stücken, wie es bei jüngeren Individuen sich findet, ist nur aus der an jenem Einen Stücke von zwei Ossificationspuncten aus vor sich gehenden Verknöcherung, nicht aber aus der ursprünglichen Existenz zweier auch in der Knorpelanlage gesonderter Stücke zu erklären.

Wenn nach dem oben Auseinandergesetzten der die erste Reihe bildende mit Tibia und Fibula correspondirende grosse Tarsusknochen der Eidechsen aus vier primitiven Stücken zusammengesetzt gedacht werden muss, so bleiben, nach dem früher für Amphibien und Schildkröten nachgewiesenen, noch fünf Stücke, jene der zweiten Reihe, aufzusuchen. Bei einem Theile der Eidechsen treffe ich aber nur zwei distincte Stücke, die den Metatarsusknochen angefügt sind, bei einem anderen Theile, den Ascalaboten, finde ich drei. Bei den mit nur zwei Tarsalien versehenen ist das erste, dem fibularen Tarsusrande angelegen, das grössere (Taf. V. Figg. 4—6. C). Es besitzt in der Regel einen nach oben gerichteten Vorsprung, der in eine vom grossen ersten Tarsusknochen gebildete Vertiefung eingreift und dort, wie ich mehrfach finde, durch ein starkes Ligament befestigt wird, ohne dass dadurch seine Beweglichkeit gehindert würde. Die Vertiefung im ersten Tarsusknochen findet sich genau an der Vereinigungsstelle des Astragalus mit dem Calcaneus. So finde ich es bei Lacerta, Lygosoma, Plestiodon, Seps und den Ascalaboten; bei Iguana sind zwei Vertiefungen am grossen Tarsusstücke der ersten Reihe und an dem ersten der zweiten Reihe zwei Vorsprünge vorhanden. Das letztere Stück trägt an seinem Aussenrande das meist kurze Metatarsale V, (Figg. 4—6. V) welches eine schon bei den Schildkröten vorhandene eigenthümliche Stellung zum Tarsus besitzt.***) Am Vorderrande fügt sich die Basis des

*) Tiedemann giebt für Draco (*D. viridis*) an den Stellen des von mir beschriebenen, Einen grossen Knochen, zwei an. Anatomie und Naturgeschichte des Drachens. Nürnberg 1811. S. 17.

**) Salverda, Vergelijk. — ontledk. Aanteek. over Calotes. Leiden. 1863. pag. 50. „De eerste rij telt er twee, welke men reeds spoedig — zoo by mijnen Histiurus, — tot één stuk vereenigd vindt;“ In der Abbildung, pl. 1. Fig. 12 ist von Calotes keine Andeutung einer Trennung des Einen Knochens in zwei bemerkbar.

***) Anmerkung. Indem das Metatarsale V seine Basalfläche, mit der es dem Cuboideum angelagert ist, an der Seite trägt, wird es mit seinem hinteren, resp. oberen Rande der ersten Tarsusreihe (dem Calcaneo-Astragalo-Scaphoideum) genähert, speciell dem Theile, der dem Fibulare (Calcaneus) entspricht. Bei einigen bleibt es bei einer blossen Annäherung (Ascalabotae),

Metatarsale IV an, von der ein Theil einen nach aussen zu ragenden gewölbten Vorsprung bildet, der sich auf einer grösseren oder kleineren Strecke dem inneren Rande des Metatarsale V auflagert. Es kann an der Bedeutung dieses Tarsusknochen nicht gut ein Zweifel bestehen, wenn wir erwägen, dass schon bei Amphibien (Triton), dann durchgehend bei den Schildkröten an der Stelle zweier, bei den geschwänzten Amphibien getroffenen Tarsalien, für die beiden letzten Metatarsalien, nur Ein, dem Cuboideum der Säugethiere homologer Knochen vorhanden war.*) Die Vergleichung mit jenen Verhältnissen lässt auch den bei den Eidechsen unter gleichen Beziehungen sich findenden grösseren Knochen der zweiten Reihe als Cuboideum d. h. als Tarsale ⁴ u. ⁵ erklären. Er besitzt überdiess eine die Anwendung seines Namens vollkommen rechtfertigende Gestalt. Nach innen von diesem findet sich das zweite kleinere Tarsusstück, meist mit einer schwach gekrümmten Fläche jenem angelagert. Es besitzt eine keilförmige Gestalt, indem es mit einer etwas breiteren Fläche gegen die Basis des Metatarsale III, mit einer schmaleren Fläche gegen den oben erwähnten gelenkkopfartigen Vorsprung des Astragalus gerichtet ist. Diese beiden Endflächen sind durch längere Seitenflächen verbunden (Figg. 4—6 ³). Es kann dieser Knochen nur als Tarsale ³ gelten. Er zeigt bei allen von mir untersuchten Gattungen die gleichen Verhältnisse. Weiter gegen den inneren Fussrand zu ist kein discretet Tarsusstück mehr wahrnehmbar, es sind vielmehr die Basen der zwei ersten Metatarsalien, die plötzlich weit in das durch die beiden vorerwähnten Stücke abgegrenzte Tarsusgebiet einspringen, so dass die ganze Aussenseite des Tarsale ³ von dem Metatarsale II eingenommen wird. Bei *Lacerta* und *Lygosoma* stossen diese Metatarsalien unmittelbar an den Astragalus, oder vielmehr an den durch Verbindung mit dem Centrale gebildeten Vorsprung desselben. Es ist schon beim ersten Blicke auffällig, dass die den Metatarsus vom Tarsus abgrenzende Linie am Tarsale ³ plötzlich nach aufwärts zum Astragalus sich kehrt (Vergl. Taf. V. Figg. 4. 5) und dass weder Knorpelreste noch ein Bandapparat, etwa wie es bei den ungeschwänzten Amphi-

bei anderen findet eine Berührung statt (*Lacerta*, *Lygosoma*), endlich bei wieder anderen treffe ich zwischen Metatarsale V und dem Fibularstücke ein wahres Gelenk (bei *Plestiodon*, *Varanus*). Diese Verbindung ist aber bei alledem eine rein accessorische, und als eigentliche Basalfläche des genannten Mittelfussknochens kann nur die an das Cuboideum stossende betrachtet werden, denn an dieser allein entsteht die Epiphyse.

*) Anmerkung. Bei *Seps* (*S. chalcides*) trägt dieser Knochen nur einen einzigen Mittelfussknochen. Es fehlt die ganze fünfte Zehe, denn das jenem Knochen angefügte Metatarsale kann nur das vierte sein. Die drei vorhandenen Zehen entsprechen somit den drei mittleren der fünfzehigen Reptilien.

bien getroffen wurde, als Rest des bezüglichen Tarsusabschnittes deutbar, vorhanden ist. Die Annahme, dass die beiden fehlenden Tarsalien durch Ausfallen verschwunden seien, giebt nur die Thatsache an, aber keine Erklärung. Dafür dass man sie gleich dem Centrale, dem Tarsusstücke der ersten Reihe verbunden sich vorstellen könnte, fehlen alle positiven Nachweise, auch jede Analogie mit niederer und höher stehenden Formen. Sehen wir nun zu, wie es sich etwa mit der Rechtfertigung der Ansicht verhält, die aus der Berücksichtigung der Einlagerung der Metatarsusbasen in die Tarsusreihe nothwendiger Weise entsteht: dass nämlich die fehlenden Stücke des Tarsus mit dem Metatarsus sich vereinigt haben. An jüngeren Individuen von Eidechsen, bei denen die Verknöcherung des Tarsus noch nicht sehr weit vorgeschritten, sieht man am zweiten Metatarsale einen besonderen Knochenkern im Basalstücke auftreten, der sich genau so verhält, wie ein im Tarsale³ befindlicher (vergl. Fig. 5). Das knorpelige Basalende des Metatarsale III zeigt zugleich in der Stellung seiner Knorpelzellen in einer mit der metatarsalen Endfläche des Tarsale³ zusammenfallenden Ebene, dass es ein nicht ursprünglich dem übrigen Theile des bezüglichen Metatarsale zugehöriges Gebilde ist. Jener Knochenkern bleibt lange Zeit selbständig. Von ihm geht auch die Bildung eigener Markräume aus und erst bei alten Individuen fliessen diese mit dem grossen Raume des Mittelstückes zusammen. Am Metatarsale I ist der Vorgang zwar ein ähnlicher, aber es findet sehr frühe schon eine Vereinigung beider Theile statt. Wenn nun auch hier keine unmittelbare Beobachtung discret vorhandener knorpeliger Anlagen der beiden ersten Tarsalien vorliegt, so zeigt ein Blick auf das Verhalten der drei ersten Metatarsalien zum Tarsus, dass offenbar eine Verbindung von Tarsusstücken mit dem Metatarsus vor sich gegangen ist. Am dritten ist das Tarsale noch vollständig getrennt, aber der Basalfläche des Metatarsale eng angeschlossen; am zweiten ist die Vereinigung schon vollzogen, das Tarsale² erscheint als blosse Epiphyse, zeigt aber darin noch einige Selbständigkeit im Vergleiche zum ersten, bei welchem auch die Epiphyse sehr rasch verschwunden ist.*)

So zeigen sich die einzelnen Stadien des Verschmelzungsvorganges dauernd an den einzelnen Metatarsalien, und die Vergleichung dieser einzelnen Verhältnisse untereinander ersetzt den Mangel der Beobachtung der aufeinanderfolgenden Vor-

*) Anmerkung. Sämmtliche Mittelfussknochen der Eidechsen besitzen obere Epiphysen, welche selbständig durch Knorpelverkalkung verknöchern, und von der an den Enden ebenfalls verkalkten Diaphyse durch eine dünne Lage hyalinen Knorpels geschieden sind. Am dritten, vierten und fünften Metatarsale ist die Epiphyse ein plattes Stück, am ersten und zweiten dagegen von der Gestalt der Tarsalia. Wenn man den Mangel platter Epiphysen an dieser ersten Mittelfussknochen übersieht, und seine Aufmerksamkeit nur auf den Tarsus gerichtet hat, glaubt man bei jungen

gänge am Einzelnen. Bei einem Versuche diese Verhältnisse von früheren Organisationszuständen her abzuleiten, werden wir die Vereinigung des Tarsale¹ mit dem Metatarsale I als den ältesten Vorgang ansehen müssen. Er hinterliess die geringsten Spuren. Der folgende Vorgang bestand in der Vereinigung des Tarsale² mit dem Metatarsale II, von ihm sind noch Reste vorhanden, in der starken Epiphyse des letzteren Knochens, sowie in der selbständigen Ossification desselben. Diese meine Deutung des eigenthümlichen Befundes am Fusse der Lacerten findet eine treffliche Stütze im Baue des Fusses der Leguane (Taf. V. Fig. 6). Die Basalflächen des ersten bis vierten Metatarsale liegen in einer und derselben Ebene, zeigen aber in keiner Weise jenes auffällige Verhalten wie bei *Lacerta* und *Lygosoma*. Die des ersten ist abgerundet, köpfchenartig gestaltet, flacher ist die des zweiten und fast ganz plan die des dritten und vierten, welche beide mit der entsprechenden Fläche eines Tarsale verbunden sind. Das Tarsale³ — bei einem von mir untersuchten jüngeren Exemplare noch knorpelig, mit einem rundlichen Knochenkerne im Innern — besitzt auf dem horizontalen Durchschnitte eine dreieckige Gestalt, die Basis dem Metatarsus zugekehrt, die Spitze gegen den Astragalus gerichtet (Fig. 6³). Von der Spitze entspringt continuirlich aus dem Knorpel hervorgehend eine zum Astragalus verlaufende Bandmasse.

Eine gleiche, viel mächtigere Bandmasse geht von jedem der beiden ersten Metatarsalien aus, und inserirt sich mit der vom Tarsale³ entspringenden an gleicher Stelle. Es füllt dieser Apparat den Raum aus, der zwischen den Basen der ersten Metatarsalien und dem Astragalus gegeben ist, welchen wir bei *Lacerta* durch die einspringenden Metatarsalien eingenommen sahen. Dadurch wird sehr nahe gelegt in jenen ligamentösen Theilen ein Aequivalent der fehlenden ersten Tarsalien zu suchen, denn dass letztere nicht mit den Metatarsalien vereinigt sind, zeigt deren ganz gleichmässige Beschaffenheit an den oberen Enden. Auf Durchschnitten untersucht, ergiebt sich aber noch Bestimmteres, indem das vom zweiten Metatarsale entspringende conische Ligament im Inneren ein Knorpelstück enthält, welches mit dem Tarsale³ in gleicher Reihe gelagert ist. Es ist also hier noch ein Rest des zweiten Tarsale vorhanden, während das erste vollständig in Bandmasse umgewandelt ist. Im wesentlichen trifft das für *Iguana* angeführte auch für *Draco*. Eine Verschmelzung von Tarsalien mit den Metatarsalien findet auch hier nach

Exemplaren (z. B. v. *Lacerta*) vom Cuboideum nach innen zu drei an Grösse gleichmässig abnehmende Knochen zu finden, von denen aber nur der dem Cuboideum zunächst liegende factisch ein selbständig bleibendes Tarsusstück ist, während die beiden innersten sich zu den betreffenden Mittelfussknochen als Epiphysenstücke verhalten. Es wird also hier das Tarsale¹ u. ² mit der Epiphyse der beiden ersten Metatarsalia verschmolzen sein. —

Allem nicht statt, dagegen gehen von den Basen der zwei ersten Metatarsalien Bandmassen aus, welche dem grossen oberen Stücke des Tarsus nach schrägem Verlaufe sich inseriren. Das bei Iguana gefundene Knorpelstück habe ich hier vermisst. Die Uebereinstimmung der Agamen im Tarsusbaue scheint aber dadurch nicht viel gestört zu werden.

Es muss demnach ein zweifacher Vorgang für die Veränderungen der beiden ersten Tarsalien angenommen werden. Nach dem einen wird ihre Bedeutung als Skelettheile nicht alterirt, sondern nur ihre Beziehung geändert durch Aufhören der Selbständigkeit in Folge von Verschmelzung mit Metatarsalien; nach dem zweiten Vorgange erleiden sie eine gewebliche Umwandlung, die Knorpelstücke werden zu Bändern, in denen sich bald ein Einem von beiden Tarsalien entsprechender kleiner Knorpelrest erhält (Iguana), oder nur Bindegewebe vorfindet (Draco). Diese beiden Vorgänge wirken zugleich umgestaltend auf die Grenzlinie zwischen Tarsus und Metatarsus, welche da, wo sich Theile des Tarsus mit dem Metatarsus verbunden haben um ebensoviel als diese Theile betragen gegen den Tarsus zu einspringen muss.

Einige Eigenthümlichkeiten trifft man im Tarsus der Ascalaboten. Das grosse, die erste Reihe bildende Stück ist gleich dem der übrigen Saurier gestaltet, bildet auch hier von Anfang an, noch während des knorpeligen Zustandes ein Continuum, welches von zwei Knochenkernen aus, von denen der eine im tibialen, der andere im fibularen Abschnitte gelagert ist, ossificirt. Bei Hemidactylus (Taf. V. Fig. 8) besitzt der fibulare Theil einen nach aussen und etwas nach hinten gerichteten Vorsprung, eine Art von wahrer Calcaneusbildung, die also auch hier genau an dem Stücke sich findet, welches schon bei den Crocodilen in geringem Maasse, mehr aber dann, wie bekannt, bei den Säugethieren einen nach hinten gerichteten Fortsatz (Tuber calcanei) bildet.

Bei Phyllodactylus (Fig. 7) ist der erwähnte Vorsprung noch auffälliger. Für die zweite Reihe des Tarsus ergeben sich noch wichtigere Verschiedenheiten, indem hier drei discrete Tarsalia vorhanden sind. Ein kleineres, bei Platydactylus und Hemidactylus, flaches Stück (Figg. 7, 8. ¹) trägt das Metatarsale I, und auch ein Theil der keilförmig zugespitzten Basis des Metatarsale II ist ihm angefügt. Das zweite Stück, keilförmig gestaltet, springt zwischen die Basen des Metatarsale II und III ein, entspricht aber, wie aus einer Vergleichung mit den übrigen Eidechsen zu ersehen, dem Metatarsale III. Endlich findet sich ein drittes, grösseres Stück, welchem das vierte und fünfte Metatarsale angefügt ist (c). Es liegt kein Grund vor, das letzterwähnte Knochenstück des Tarsus nicht für dasselbe zu halten, welches bei den übrigen bisher abgehandelten Reptilien als Cuboïdeum anzusehen war und auch das diesem anliegende, den dritten Metatarsus-

knochen tragende Stück ist ein bereits mehrfach bekanntes, das Tarsale³. Schwieriger ist über das kleinste am tibialen Rande gelagerte Stück zu urtheilen. Es schliesst sich nach oben den grossen Knochen der ersten Reihe meist mit einer sehr breiten Fläche an und könnte so für das selbständig gebliebene Centrale gehalten werden, es kann aber auch wegen seiner Beziehungen zum ersten Metatarsale als Tarsale¹ gelten. Für die erstere Annahme spricht nur die allgemeine Lagerung, die nicht einmal vollständig mit derjenigen übereinkommt, wo ein zweifelloses Centrale (wie bei den Schildkröten) vorhanden ist. Für die zweite Annahme spricht ausser der Beziehung zum Metatarsus vorzüglich der Umstand, dass das Metatarsale II weiter in den Tarsus vorspringt als das erste und das dritte Metatarsale, und somit als wahrscheinlich erscheinen lässt, dass in seine Basis ein Tarsuselement eingegangen ist. Wenn ich es auch nicht für unzweifelhaft ansehe, dass das genannte Tarsusstück eine Tarsale¹ vorstellt, so möchte ich es doch aus dem genannten Grunde für höchst wahrscheinlich erachten, so dass also für die zweite Reihe des Tarsus der Ascalaboten vier primitive Stücke vorhanden wären: das erste Tarsale und das dritte selbständig, das vierte und fünfte zum Cuboïdeum verbunden; ein Tarsale² käme nicht im Tarsus, sondern mit der Basis des Metatarsale II verschmolzen vor. Als Unterschied von den übrigen Eidechsen würde sich somit für die Ascalaboten die Selbständigkeit des Tarsale¹ aufstellen lassen.

Am meisten abweichend von allen bisher angeführten Sauriern verhalten sich die Chamäleonten, deren Tarsus gar nicht auf die, den übrigen Reptilien zukommenden Verhältnisse unmittelbar zurückgeführt werden kann. Es sind vier gesonderte Stücke vorhanden, von denen zwei an die Knochen des Unterschenkels angefügt dem Tibiale und Fibulare entsprechen, sie haben ein drittes Stück unter und etwas zwischen sich, und in dieser Verbindung findet sich das hauptsächlichste Gelenk des Fusses, der hier seine Drehungen ausführt. Ich kann dieses Stück nur einem Intermedium vergleichen, und ebenso das vierte, theils vom vorigen, theils von den fünf Metatarsalien begrenzte Stück, das „os du Centre“ von Cuvier*) einem Centrale. Bezüglich der fünf Metatarsalien theile ich die Meinung Cuvier's, indem ich die Tarsalstücke der zweiten Reihe mit ihnen in Verbindung annehme. Während so für den oberen Theil des Tarsus durch das Getrenntsein der Stücke, noch amphibienartige Verhältnisse walten, ist für die zweite Reihe in der Verbindung derselben mit dem Metatarsus eine selbst über die Reptilien hinausgehende Einrichtung gegeben, und die Chamäleonten stellen sich auch dadurch in weitere Entfernung von den übrigen lebenden Sauriern.

*) Ossemens fossiles. vol. X. p. 98.

Hinsichtlich der Textur der einzelnen Tarsuselemente der Eidechsen bemerke ich, dass sich sehr beträchtliche, auf eine Weiterentwicklung deutende Unterschiede von jener der Amphibien bemerkbar machen. Im knorpeligen Zustande persistiren nur ganz unansehnliche Theile. Ausser den knorpelig bleibenden Gelenkflächen der Tarsusstücke bleibt nur das Rudiment des zweiten Tarsale beim Leguan knorpelig, bei allen übrigen findet früher oder später eine von einem inneren Knochenkerne ausgehende Ossification statt. Es bildet sich Knorpelknochen durch Verkalkung und durch Einschmelzen der verkalkten Grundsubstanz, sowie durch Wucherung der Zellen entstehen Markräume, welche gegen die Oberflächen der einzelnen Stücke wuchern, untereinander vielfach zusammenfliessen und an ihren Wandungen allmählich secundäres Knochengewebe schichtenweise ablagern. Das Innere der häufig sehr weiten Markräume zeigt sich später mit Fettzellen gefüllt, zwischen denen hin und wieder Pigmentbildungen vorkommen. Die morphologische Veränderung des Tarsus, die wir als eine Weiterentwicklung der bei den Amphibien bereits vorgeführten Zustände ansehen müssen, wird somit begleitet von einer histiologischen Differenzirung, die sich gleichfalls auf eine höhere Stufe gestellt zeigt, als wir sie bei einem Theile der Amphibien trafen.

Werfen wir noch einen Blick auf die Gelenkverhältnisse des Eidechsen-Tarsus, so ist vor allem die straffe, feste Verbindung des oberen grossen Tarsusknochen mit den beiden Knochen des Unterschenkels zu constatiren. Der Fuss der Eidechsen bewegt sich am Unterschenkel nicht an einem dem Sprunggelenke der Säugethiere homologen Orte, einem Tarso-cruralgelenke, sondern in einem Tarso-tarsalgelenke. Das grosse Calcaneo-Astragalo-Scaphoideum hat somit innigere Beziehungen zum cruralen Abschnitte des Fusseskelets als zum tarsalen; letzterem bietet es an einem sattelförmigen Auschnitte eine Gelenkfläche für das Cuboideum, und die drei anderen Tarsalia oder vielmehr ihre Aequivalente, nehmen den gelenkkopfartigen Vorsprung auf. — Die Chelonier ergeben ein damit im wesentlichen übereinkommendes Verhalten. Indem der am Unterschenkel bewegliche Theil des Fusses erst mit der zweiten Reihe der Tarsusknochen beginnt, stellt sich der Fuss der Chelonier, wie der Saurier in einem ganz anderen Verhältnisse dar, als der der Amphibien, bei denen die einen eine zwischen allen Tarsusverbindungen gleichmässig vertheilte aber für jede Verbindung nur geringe Beweglichkeit besassen (Urodela), während bei den anderen sowohl in der Tarso-crural- als in der Tarso-tarsalverbindung hoch entwickelte Gelenkeinrichtungen auftraten (Anura).

Von den, der untergegangenen Thierwelt angehörigen Sauriern zeigen die dem Jurakalk, (Solenhofener Kalkschiefer) angehörigen *Homoeosaurus**) und *Sapheosaurus***) schon eine mit der der heute noch lebenden Eidechsenformen übereinstimmende Tarsusbildung. Bei *Homoeosaurus* (*H. Maximiliani* H. v. Meyer.) zeigt sich zwar die erste Reihe des Tarsus scheinbar aus drei Stücken gebildet, die wir als Tibiale, Fibulare und Intermedium zu deuten hätten. H. v. Meyer***) führt darüber folgendes an: „Nach dem linken Fuss zu urtheilen, sollte man glauben, sie (die erste Reihe des Tarsus) bestünde aus drei Knochen, da nicht allein das Wadenbein in zwei Knochen zugleich einlenkt, sondern es auch den Anschein hat, als wäre der zum Schienbein gehörige Knochen, der dem Astragalus entsprechen würde, getheilt, so zwar, dass das Schienbein nur in einen der beiden Knochen eingelenkt hätte.“ Am rechten Fusse hat sich Meyer von einer solchen Theilung nicht überzeugen können, es sind vielmehr hier nur zwei, ein sehr grosses, breites, mit der Tibia verbundenes, und ein kleineres, an die Fibula stossendes Stück vorhanden. Nach dem, was ich bei Besichtigung des von H. v. Meyer beschriebenen Objectes finde, möchte ich mich gleichfalls für das Vorhandensein von nur zwei Knochen in der ersten Reihe erklären, denn die Zustände des rechten Hinterfusses sind genauer am erwähnten Exemplare unterscheidbar, als die des linken. Wir hätten also hier ein discretus Fibulare (*Calcaneus*) und einen durch Intermedium und Tibiale gebildeten Astragalus, in den auch das Centrale wie bei den heutigen Eidechsen eingegangen sein muss. Von der zweiten Reihe ist nur ein einziges, grösseres, rundliches Knöchelchen vorhanden, welches der vierten und fünften Zehe zur Einlenkung dient und sich damit als *Cuboïdeum* beurkundet. — *Sapheosaurus* (*S. laticeps* H. v. Meyer, *Picormus laticeps* Wagn., *S. Thiollieri* H. v. Meyer) zeigt in der ersten Tarsusreihe nur einen einzigen grösseren, aber wie es scheint durch eine Längsfurche in zwei seitliche Hälften getheilten Knochen, den ich wieder so erklären muss, wie das gleiche Stück der lebenden Saurier gedeutet wurde. Für die zweite Reihe bestehen zwei Knochen, die offenbar einem *Cuboïdeum*, der grössere, und einem *Tarsale*³, der kleinere, homolog sind. Somit sind hier ganz dieselben Verhältnisse, wie bei den heutigen Sauriern gegeben, wenn nicht etwa noch Knorpelstücke, welche den übrigen Tarsalien entsprachen,

*) *Homoeosaurus Maximiliani* und *Rhamphorhynchus* (*Pterodactylus*) *longicaudus*, zwei fossile Reptilien aus dem Kalkschiefer v. Solenhofen. Mit 2 Taf. Frankf. a/M. 1847. gr. 4.

**) Desselben Autors Werk: Reptilien aus den lithogr. Schieferen des Jura in Deutschland und Frankreich. Frankf. a/M. 1860. fol. S. 110—112. Taf. XIII.

***) Zwei foss. Rept. etc. S. 9.

vorhanden gewesen und spurlos zu Grunde gegangen sind. Jedenfalls wird auch bei der Aufrechthaltung der letzteren Annahme, wozu nur die bei *Sapheosaurus* deutlich erkennbare Stellung der Metatarsusbasen in eine Linie einigen Anhalt bietet, eine geringe Ausbildung des tibialen Abschnittes der zweiten Reihe nicht in Abrede gestellt werden können. Das gilt auch für *Homoeosaurus*, bei welchem wohl auch das nicht mehr nachweisbare Tarsale³ knorpelig war. Uebrigens sei noch besonders bemerkt, dass bei dieser Saurierform der fünfte Metatarsalknochen eine viel einfachere Gestalt besitzt, als bei allen jetzt lebenden Reptilien. Bei *Sapheosaurus* dagegen ist an diesem Stücke kaum eine Verschiedenheit gegen das Verhalten bei den lebenden Eidechsen zu bemerken. Bei aller sonstiger Uebereinstimmung haben wir aber auch für *Sapheosaurus* nicht ausser Acht zu lassen, dass die Stelle des einen grossen Stückes der ersten Reihe durch zwei Stücke vertreten wird.

Nicht so in Harmonie mit dem Baue der lebenden Reptilien, wie das eine allgemeine Annahme scheint, ergiebt sich das Fuss skelet der *Protorosauri*. Nach meinen Untersuchungen an den übrigen Reptilien, sowie an den Amphibien komme ich bei einem Studium des Tarsusbaues dieser im Kupferschiefer der Steinkohlenformation uns erhaltenen Geschöpfe zu Resultaten, welche mit denen über den Carpus mitgetheilten so ziemlich im Einklange stehen. Die Untersucher der Reste von *Protorosaurus* enthalten sich aller näheren Deutungen, erklären aber den Tarsus als übereinstimmend mit dem der heutigen Eidechsen. Aus den vortrefflichen Abbildungen, welche H. v. Meyer*) über die Reste der *Protorosaurus* veröffentlicht hat, ergiebt sich mir das in folgendem Mitgetheilte. Für die erste Reihe scheinen zwei Knochen vorhanden gewesen zu sein, welche beide mehr in die Quere gezogen erscheinen. Der eine davon lagert der Tibia an, der andere scheint mehr der Fibula zu entsprechen, obgleich, wie besonders an dem Link'schen Exemplare**) in Waldenburg hervorzugehen scheint, die Fibula auch zu dem erst erwähnten Stücke Beziehungen hatte. Bei demselben Exemplare zeigt sich an dem tibialen Stücke ein anderes, von dem zweifelhaft bleibt, ob es nicht auch der ersten Reihe angehörte. Es stösst dieses rundliche Stück an den inneren Tarsusrand und verbindet sich zugleich mit sämtlichen Stücken der zweiten Reihe, welcher es in keinem Falle angehören kann. Wenn es zur ersten Reihe zu rechnen wäre, was ich, wie gesagt, bei der offenbar unnatürlichen Lagerung der anderen Stücke der ersten Reihe nicht zu entscheiden wage, so könnte es nur als Tibiale gedeutet

*) Zur Fauna der Vorwelt. Saurier aus dem Kupferschiefer der Zechsteinformation. Fol. Frankf. a/M. 1856.

**) Op. cit. Taf. IX.

werden. Das erhält einige Begründung durch die Vergleichung mit dem Swedenborg'schen Exemplare*), wo das fragliche Stück nicht gut unterscheidbar ist, aber das eine grössere der ersten Reihe, an welches die Tibia stösst, ziemlich genau die gleiche Breite besitzt, wie am Link'schen Exemplare das daselbst erwähnte tibiale Stück in Verbindung mit dem in Frage stehenden haben würde. Es scheint mir nun nicht rathsam, auf eine speciellere Deutung dieser Stücke einzugehen. Es genügt auch schon meinem Zwecke, gezeigt zu haben, dass bei Protorosaurus etwas andere Verhältnisse gegeben sind, als bei den Eidechsen der gegenwärtigen Periode, Eigenthümlichkeiten, die noch deutlicher in der zweiten Tarsusreihe hervortreten. Während ich vorher nachwies, dass die zweite Tarsusreihe bei den Eidechsen eine unvollständige ist, dass besonders gegen den tibialen Rand zu, mit einziger Ausnahme der Ascalaboten bedeutende Veränderungen, theils durch Rudimentärwerden, theils durch Eingehen der Tarsalia in den Metatarsus, Platz gegriffen habe: so stellt sich für die Protorosauri jene zweite Reihe als vollständig vorhanden heraus. Es ist das in beiden Exemplaren der vollständiger erhaltenen Hinterextremitäten ersichtlich, weniger am Swedenborg'schen Exemplare, an welchem nur zu sehen ist, dass eben eine zweite Reihe existirt, aber in nicht deutlich definirbaren Theilen; zweifellos jedoch wird die Sache am Link'schen Exemplare. Hier liegen mindestens drei Stücke eng aneinander geschlossen in der zweiten Reihe und davon verbindet sich eines mit dem ersten Metatarsale, ein zweites, etwas grösseres mit dem zweiten und dritten und endlich ein noch grösseres mit dem dritten, vierten und fünften Metatarsusknochen. Das zweite, mittlere dieser Tarsusstücke zeigt auf seiner Oberfläche, wie die Meyer'sche Abbildung ergiebt, eine schräg verlaufende Furche, so dass man es aus zwei eng aneinanderliegenden Stücken, wovon das eine dem zweiten, das andere dem dritten Metatarsale entspräche, zusammengesetzt annehmen könnte. H. v. Meyer lässt es fraglich, ob hier nur Ein Stück, oder ob deren zwei vorlägen. In dem einen, wie in dem anderen Falle ist aber eine nicht unbeträchtliche Verschiedenheit von der Tarsusbildung der Eidechsen gegeben, bei denen das Metatarsale II (und das gilt auch für die Ascalaboten) kein besonderes Tarsusstück hat, sondern mit seiner weit in den Tarsus einspringenden Basis dasselbe vertreten lässt. Bei Protorosaurus ist ein solches Verhalten nicht einmal angedeutet. Wir hätten also für diese Geschöpfe ein Tarsale¹, ein Tarsale² u. ³ (beide vielleicht zu Einem Stücke vereinigt) und endlich ein Cuboïdeum. Wenn an das letztere ausser dem vierten und fünften Metatarsale auch noch das dritte zum Theil anstösst, so finde ich darin

*) Op. cit. Taf. VIII.

nichts besonderes, den morphologischen Werth des Cuboideum Störendes, und noch kein Verhältniss gegeben, welches uns bestimmen müsste im Cuboideum noch ein drittes Tarsale zu sehen. Die Configuration der Basis des dritten Metatarsale ergiebt vielmehr, dass jene Fläche, welche an das zweite resp. dritte Tarsale stösst, die Hauptgelenkfläche, und dass die andere Verbindung eine accessorische ist, etwa jener ähnlich, die vielfach unter den Eidechsen zwischen dem Metatarsale V und dem grossen oberen Tarsusstücke zu Stande kommt. Es ist nicht eine bloss bei den Sauriern vorhandene Eigenthümlichkeit des äusseren Metatarsale, dass es eine nach hinten und aussen gerichtete Tuberosität entwickelt und dadurch mit einer Seitenfläche zur Anfügung an den Tarsus kommt, es ist das in freilich geringerem Grade auch bei Säugethieren vorhanden und findet sich selbst am fünften Metatarsale des menschlichen Fusses. Diese äussere Tuberosität bedingt durch den hohen Grad ihrer Entwicklung, in Verbindung mit der beträchtlichen Kürze des Knochens, jene eigenthümliche Configuration, die es, wie schon mehrfach erwähnt, Cuvier zweifelhaft erscheinen liess, ob der genannte Knochen nicht dem Tarsus selbst angehöre.

Dass eine solche Tuberosität auch dem vierten Metatarsale zukomme, ist früher von mir für *Lacerta* u. a. angeführt worden. In geringem Grade findet sich ein ähnliches Verhältniss auch am dritten Metatarsale von *Protorosaurus*, so dass die Verbindungsebenen der drei letzten Metatarsalia mit dem Tarsus sämmtlich schräg von aussen und oben nach innen und unten verlaufen. Eine Prüfung der v. Meyer'schen Darstellung lässt dieses Verhältniss wohl jeden mit dem Baue des Tarsus Bekannten leicht erkennen.

Wie durch die Vollständigkeit der zweiten Reihe des Tarsus eine offenbar als niederer Zustand erscheinende Abweichung im Vergleiche mit dem Tarsusbaue anderer Saurier sich herausstellt, so liegt auch in der Gestaltung der einzelnen Tarsusstücke selbst noch einige Eigenthümlichkeit. An der Stelle mannichfach gestalteter, durch eigenthümliche Reliefverhältnisse ausgezeichneten, in jeder Hinsicht individualisirter Tarsusstücke zeigen sich bei *Protorosaurus* mehr flache, in der Mitte sogar mit einer seichten Vertiefung versehene Tarsustheile, die also dadurch viel mehr an niedere Zustände erinnern. — Verwerthen wir die angetroffenen Verhältnisse des Tarsus der *Protorosauri*, zur Erkennung der Beziehungen zu den übrigen Reptilien, so geht unzweifelhaft hervor, dass sich gegen die heutigen Saurier eine bemerkenswerthe Differenz zeigt, dass auch die Fussbildung uns Gründe an die Hand giebt, diese Thiere nicht ohne Weiteres den Sauriern anzuschliessen. Wenn auch der ganze übrige Fuss auffallend mit dem mancher Eidechsen übereinstimmt, so ist doch auf keinen Fall jene eigen-

thümliche Metamorphose der zweiten Tarsusreihe zu Stande gekommen und es zeigen sich, wie am Carpus, so auch am Tarsus Einrichtungen, die es uns nahe genug legen, in jenen Geschöpfen Mischformen, oder vielmehr Uebergangszustände zu erkennen.

Eine ähnliche, aber nach anderer Seite hin wichtige Mischform ist auch hinsichtlich der Tarsusbildung der von A. Wagner beschriebene *Compsognathus* (*C. longipes*) von Kelheim.*)

Die ausnehmende Verlängerung der Hinterextremitäten im Vergleiche zu den vorderen kommt durch eine Verlängerung aller Abschnitte zu Stande, und nicht wenig ist daran der Metatarsus betheiligt, der aus drei langen parallel mit einander verlaufenden Stücken zusammengesetzt wird. Dazu kommt noch ein gekrümmtes viertes kleineres Stück, welches aber nur am oberen Tarsusabschnitte sich findet, und als das Metatarsusrudiment einer Aussenzehe dem bei den Crocodilen auftretenden Verhältnisse ähnlich anzusehen ist. — Der Tarsus besteht nur aus drei platten Knöchelchen die — wie am linken Fusse deutlich zu sehen — den drei langen Metatarsalien entsprechen, und von denen eines ausserdem noch das kürzere gekrümmte Metatarsale trägt. Es kann diese Reihe von kleinen Stücken nur der zweiten Reihe des Tarsus der übrigen Reptilien entsprechen. Ein der ersten Reihe vergleichbares Stück fehlt vollständig, und damit tritt der Tarsus bei *Compsognathus* ganz aus den für alle übrigen Reptilien massgebenden Verhältnissen heraus.

Wenn wir uns nicht mit der einfachen Betrachtung der Singularität des Falles bescheiden, sondern weiter fragen, auf welche Weise zwischen diesem höchst merkwürdigen Tarsusbau und den übrigen in ihrem Zusammenhange bereits erkannten Thatfachen Beziehungen anzuknüpfen seien, so müssen wir das untere Ende der Tibia in's Auge fassen, mit welchem bei Schildkröten wie bei Eidechsen das obere grosse Tarsusstück in engere Verbindung tritt.

Das untere Ende der Tibia von *Compsognathus* stellt — wie am linken Fusse deutlich — einen ansehnlichen Gelenkkopf vor, dessen stärkere Wölbung

*) Abhandlungen der mathemat. physik. Classe der K. Akademie der Wissenschaften zu München, Bd. IX. Abth. 1. S. 94.

In meinen „Bemerkungen über das Fuss skelet der Vögel“ habe ich bereits dieses merkwürdigen Geschöpfes Erwähnung gethan.

nach hinten sieht. Bei keinem anderen Reptil bietet die Tibia dieses Verhalten, oder etwas, was ihm ähnlich wäre, wohl aber kann das erste grosse Tarsusstück solche oder doch ähnliche Zustände zeigen, wie wieder Schildkröten und Eidechsen aufweisen. Geht nun dieses Tarsusstück in die Tibia ein, verbindet sich mit ihr vollständig zu Einem Knochen, so kann dadurch dem untern Ende der Tibia jene merkwürdige Eigenschaft werden, die ihr von vornherein abgeht. Es fragt sich nun, in wie weit es gerechtfertigt ist jene Verbindung eines ganzen ursprünglich aus vier discreten Stücken bestehenden Tarsusabschnittes mit dem Hauptknochen des Unterschenkels anzunehmen. Die Beantwortung dieser Frage ist nicht gar schwer. Eine innige Verbindung beider Theile besteht bei allen Reptilien (mit Ausnahme der Crocodile) und lässt den Fuss sich in einem Intertarsalgelenke bewegen. Dadurch tritt jenes obere Tarsusstück schon theilweise functionell aus dem Tarsus heraus, und zum Unterschenkel heran. Es bedarf also nur einer weiteren Stufe der Verbindung, um seine Selbständigkeit gänzlich zu verlieren. Auf dieser, die völlige Verschmelzung aufweisenden Stufe steht zwar der Tarsus keines lebenden Reptils, wohl aber treffen wir dies Verhalten bei den Vögeln, wie ich nachher zeigen werde. Bei diesen geht in der That das obere grosse Tarsusstück völlig in die Tibia ein und bildet an dieser einen dem des *Compsognathus* völlig ähnlichen Gelenkkopf, an welchem das untere Tarsusstück, hier bei *Compsognathus* durch drei Tarsalia vorgestellt, articulirt. Es bildet somit *Compsognathus*, bezüglich des Tarsusverhaltens eine Zwischenstufe zwischen Reptilien und Vögeln. Der Fuss ist Reptilienfuss insofern er getrennte Metatarsalien enthält, und auch noch getrennte Tarsalien, er ist aber Vogelfuss, insofern sein oberes Tarsusstück ganz vorhanden, d. h. mit der Tibia vereinigt ist, da auch offenbar nur die Zehen und nicht mehr der Metatarsus bei der Locomotion den Boden berührten. Somit ist aber hier in der Bildung der hintern Extremität eine die Reptilien auf's engste mit den Vögeln verknüpfende Zwischenform gegeben, deren zwiefaltige Charaktere auch im ganzen übrigen Skeletbaue sich nachweisen lassen.

Da an *Compsognathus* dieser Uebergang so ganz überraschend deutlich sich ausspricht, und auch an den Vorderextremitäten, wie Andeutungen vorliegen, nicht fehlt, verdient diese Form gewiss dasselbe Interesse, als ihr befiederter Coeve, der *Archaeopteryx* (*Gryphosaurus*) von Solenhofen, an welchem das Fuss skelet schon völlig in die Vogelform übergegangen ist.

Ein ganz eigenthümliches, bisher gleichfalls noch nicht vollständig gewürdigtes Verhalten bietet sich in der Fusswurzel der Crocodile dar. Die lebenden Crocodile, wie ihre untergegangenen Verwandten, die Mystriosaurier des Lias, zeigen im Wesentlichen gleichen Tarsusbau. Cuvier, der auch hier zuerst aufklärend thätig war, hat die vier Fusswurzelknochen auf die der Säugethiere zurückgeführt, oder besser gesagt, mit jenen Namen belegt, die den gleichen Theilen bei Säugethiern zukommen. Sie finden sich in zwei Reihen, in jeder die gleiche Zahl. Der ersten Reihe kommt ein der Tibia correspondirender Astragalus zu (Taf. V. Fig. 9. *AC*) und ein an der Aussenseite des letzteren mit einem Theile des distalen Endes der Fibula correspondirender Calcaneus (*f*); dieser verbindet sich mit einem der zweiten Reihe angehörigen kleineren Stücke, das als Cuboideum angesprochen ward, und diesem folgt nach Innen in derselben Reihe ein einziges, noch kleineres Cuneiforme. An der Aussenseite des Cuboideum, etwas nach hinten und unten sitzt ein eigenthümlicher, den äusseren Ballen der Fusssohle stützender Knochen (*V*), der von Cuvier zum Tarsus gezählt wurde, obgleich es ihm nicht entgangen war, dass dieses Stück eigentlich nur das rudimentäre fünfte Metatarsale sei. Cuvier sagt ausdrücklich, dass dieser Knochen die Stelle der fünften Zehe einnähme, bespricht ihn aber beim Tarsus und veranlasste dadurch, dass auch Andere ihn dahin rechneten und für die Crocodile fünf Tarsusstücke aufführen. Owen hat ihm seine natürliche Stelle als fünftes Metatarsale angewiesen. Von dem Metatarsus werden, nach Cuvier's Angaben, die beiden inneren Stücke vom Astragalus getragen, dem zweiten und dritten correspondirt das Cuneiforme, dem dritten und vierten das Cuboideum. So weit reichen unsere bisherigen Kenntnisse vom Tarsus der Crocodile. Es bleiben mir aber noch zwei wichtige Dinge zu erledigen, einmal die Vergleichung der Tarsustheile mit den bei den übrigen Reptilien und bei den Amphibien von mir nachgewiesenen Verhältnissen, dann die Würdigung der am Tarsus sich ergebenden Gelenkbildungen.

Die beiden Knochen der ersten Reihe sind als Astragalus und Calcaneus benannt und schon beim ersten Anblicke wird demjenigen, der nur den Säugethiertarsus kennt, daran kein Zweifel erwachsen. Wir haben aber bei Amphibien, wie bei Schildkröten ein Intermedium kennen gelernt, das als discretus Stück den Crocodilen fehlt, das also hier nach Analogie der bei den Schildkröten getroffenen Verhältnisse im Astragalus wird gesucht werden müssen. Der Astragalus entspricht also dem Tibiale und Intermedium. Sein ansehnliche Entwicklung in die Quere, sowie der Umstand, dass er nicht nur mit der ganzen unteren Endfläche der Tibia, sondern auch mit der grösseren Hälfte der Endfläche der Fibula in Verbindung steht, bekräftigen diese Ansicht. Da er aber mit einem Cuneiforme (dem Tarsale³), und auch mit dem ersten Metatarsale articulirt, so ist es klar, dass im

Vergleiche mit den geschwänzten Amphibien grosse Veränderungen vor sich gegangen sein müssen, indem nicht nur das erste und zweite Tarsale, sondern auch das Centrale nicht mehr als selbständige Theile existiren. An dem Tarsus der Chelonier ist gezeigt worden, dass das Centrale, wo es zu fehlen scheint, nur mit dem Astragalus in innige Verbindung trat und allmählich ganz in ihn überging. Bei den Eidechsen ist so durchgehend das Centrale verschwunden und für die Crocodile besteht der gleiche Grund im sogenannten Astragalus auch das Centrale zu suchen. Die starke, nach vorn gekehrte Wölbung des Astragalus (Taf. V. Fig. 9. A. C) zeigt sich jener vollkommen ähnlich, die bei den Schildkröten durch Verschmelzung des Centrale mit dem Astragalus an letzterem entstand. Aus der Untersuchung sehr junger Embryen könnte vielleicht ein unmittelbarer Nachweis entnommen werden, wahrscheinlicher ist mir aber, dass auch da der genannte Astragalus aus einem einzigen Knorpelstücke besteht, denn ich habe oben schon bei den Sauriern die Behauptung aufstellen müssen, dass das Aufgehen des Centrale in die obere Tarsusreihe eine sehr frühe (d. h. nicht für das Individuum, sondern für die Gattung, Familie und Ordnung frühzeitig Platz greifende Erscheinung ist, wie ja auch bei allen Sauriern (die Chamaeleonten ausgenommen) keine Spur eines Centrale mehr nachweisbar ist. Was uns die Geschichte der individuellen Entwicklung versagt, bietet uns die freilich um vieles schwerer verständliche Entwicklung der Abtheilungen des Thierreichs. Der Astragalus der Crocodile entspricht also dreien, bei den ungeschwänzten Amphibien gesondert vorkommenden Stücken: Tibiale, Intermedium und Centrale. Er entspricht auch dem Astragalus der Schildkröten, nicht aber jenem Knochen, den wir bei Säugethieren so heissen, denn dort persistirt das Centrale als selbständiges Tarsusstück, als Scaphoideum oder Naviculare. Der Knochen, den wir als Calcaneus bezeichnet, stimmt in seinen allgemeinsten Beziehungen mit dem Fibulare der Amphibien, der Schildkröten und der Eidechsen, ist aber durch die Entwicklung eines nach hinten gerichteten Fortsatzes, eines wahren Tuber calcanei ausgezeichnet, wodurch das Fibulare der Crocodile von dem aller bisher betrachteten Wirbelthiere ebenso verschieden ist, als es sich dadurch dem gleichen Knochen des Säugethiertarsus nähert. Es ist zwar schon bei den Ascalaboten auf eine ähnliche Bildung hingewiesen worden, es war aber jener Fortsatz weniger nach hinten als nach aussen gerichtet und zudem durch die Verschmelzung sämtlicher Knochen der ersten Reihe in einem anderen Werthe zum Tarsus. Ein echter, durch den Höcker ausgezeichneter Calcaneus tritt daher erst bei den Crocodilen auf, worauf bereits Cuvier in der Kürze aufmerksam machte. Die Verbindung des Calcaneus mit dem sogenannten Astragalus geschieht durch ein Gelenk, welches durch eine sattelförmig gekrümmte Gelenkfläche an der

Aussenseite des „Astragalus“ und eine dieser Fläche entsprechenden Bildung des Calcaneus zu Stande kommt.

In der zweiten Reihe trägt der äussere grössere Knochen, das Cuboïdeum (Taf. V. Fig. 9. C) das Rudiment des fünften Metatarsale, dann das ganze vierte und einen grossen Theil des dritten. Durch letztere Beziehungen könnte man an der Deutung des Cuboïdeum irre werden und in diesem zwei Tarsalien entsprechenden Knochenstücke noch ein drittes Tarsale annehmen, allein ganz ähnliche Verhältnisse, nämlich Beziehungen des Metatarsale III zum Cuboïdeum sind sonst nicht selten vorhanden und aus jenen Fällen, in welchen die Deutung des Cuboïdeum nicht bezweifelt werden kann, wie z. B. bei den Schildkröten, geht deutlich hervor, dass auch bei den Crocodilen der fragliche Knochen nur ein Cuboïdeum sein kann. Die Correlation der einzelnen Theile der zweiten Tarsusreihe und des Metatarsus, die noch bei den Amphibien scharf ausgeprägt war, löst sich mehrfach bei den Reptilien. So ist sie auch bei den Crocodilen für das zweite, kleinere Tarsusstück der zweiten Reihe gelöst, welches, ursprünglich das dritte Metatarsale tragend, schon bei den Schildkröten (Emys, Trionyx;) einen Theil der Basalfläche des zweiten Metatarsale aufnimmt und bei den Crocodilen sogar die grössere Hälfte der bezüglichen Flächen des letzteren trägt. Diese, wie eine Verschiebung sich darstellende Veränderung der Beziehung darf auch hier, so wenig wie für das Cuboïdeum aus einer einfachen Verschmelzung mehrerer Tarsalia erklärt werden, für welche Annahme positive Anhaltspunkte abgehen. Die beiden ersten Tarsalia (Cuneiformia der Säugethiere) sind als solche bei den Crocodilen gar nicht vorhanden, sie in das dem Metatarsale III correspondirende Tarsale aufgenommen anzunehmen, würde Verhältnisse voraussetzen, für die keine einzige Beobachtung spricht. Es scheinen also, und dafür erklären sich von Cuvier an sämtliche Forscher, die Tarsalia des ersten und zweiten Metatarsusstückes den Crocodilen abzugehen und da wegen der in gleicher Richtung befindlichen Lagerung der Endflächen aller vier entwickelten Metatarsusstücke, das für die Eidechsen aufgedeckte Verhalten, nämlich die Verschmelzung von Tarsalien mit Metatarsalien nicht angenommen werden darf, so könnte man glauben, dass hier ein wirklicher Ausfall, eine gänzliche Verkümmernng von Tarsustheilen stattgefunden hätte. Aber nur die Untersuchung trockener Skelete, oder gar künstlich zusammengesetzter, kann jene Vermuthung entstehen lassen. Die Untersuchung an frischen oder in Weingeist conservirten Exemplaren kann einen solchen Ausfall in keiner Weise bestätigen. Es ergiebt sich vielmehr, dass vom Innenrande des einem dritten Keilbeine entsprechenden Tarsalstückes (Taf. V. Fig. 9. ³) eine Knorpellamelle (²) ausgeht, die allmählich dünner werdend, sich sowohl über einen Theil des zweiten Metatarsale, als auch über die ganze Basalfläche des ersten fortsetzt, um sich mit dem Kapsel-

bande zu vereinigen. Sie verbindet sich auch noch mit der Basalfläche des ersten Metatarsale und bei jungen Exemplaren wird dadurch der letzteren eine ansehnlich dicke Knorpelplatte beigefügt, gegen welche der Astragalus eingelenkt ist. Diese Lamelle ist an ihrem gegen die Fusssohle zu sehenden, stärkeren Theile rein knorpelig, wo sie dorsalwärts sich verdünnt, wird sie durch Faserknorpel gebildet. Der Uebergang in das dritte Tarsale, wie jener in die Basis des ersten Metatarsale ist bei jungen Thieren durch die bedeutendere Mächtigkeit der ganzen Lamelle sehr leicht erkennbar. Wir haben also zwischen dem Cuboideum und dem inneren Tarsusrande ein continuirliches, gegen den letzteren Rand zu dünner werdendes und dort mit dem Metatarsus sich verbindendes Stück, zwischen dem sogenannten Astragalus (eigentlich Astragalo-Scaphoideum) und dem Metatarsus gelagert, von welchem Stücke wir den stärkeren, grösstentheils ossificirten, dem Cuboideum benachbarten Abschnitt einem Tarsale³ verglichen haben, und von welchem der übrige knorpelig bleibende Abschnitt als morphologisches Aequivalent der beiden ersten Tarsalia angesehen werden darf. Es findet sich also kein vollständiger Mangel dieser Theile, sondern nur eine Verkümmernng vor, die in der Weise zu Stande gekommen sein wird, dass in den, den Crocodilen vorausgegangenen Formen in der zweiten Tarsalreihe nur das Cuboideum aus zwei Tarsalien sich selbständig entwickelt hat, während die drei inneren Tarsalien aus der gemeinsamen Anlage sich nicht differenzirten, sondern ein continuirliches, flaches, zum grossen Theile knorpelig bleibendes Skeletstück vorstellten. Mit der weiter gehenden Entwicklung wird an diesen, drei Tarsalien entsprechenden Stücken nur noch der äussere stärkere Theil durch selbständige Verknöcherung sich erhalten, der innere sich in jene Knorpellamelle umgewandelt haben, die wir eben besprachen. Durch die Verbindung mit dem ersten Metatarsale wird auch bei den Crocodilen an Verhältnisse erinnert, die bei den Eidechsen in grösserem Maassstabe ausgeführt waren. Im Ganzen bietet die vorgeführte Erscheinung eine Analogie mit dem Verhalten des Tarsus der ungeschwänzten Amphibien. Dort waren es aber die beiden äusseren Tarsalien, welche zu einer Bandmasse rückgebildet erschienen, während der gleiche Vorgang bei den Crocodilen die inneren Tarsalien betrifft.

Es lassen sich somit auch am Tarsus der Crocodile alle jene Theile erkennen, welche wir, von den geschwänzten Amphibien beginnend, in zahlreichen, durch Verwachsung, sowie durch Rückbildungen hervorgerufenen Umwandlungen bei den ungeschwänzten Amphibien, wie bei den Schildkröten und Eidechsen wieder trafen, und wenn ich jene Abtheilungen hervorheben soll, an welche innigere Anschlüsse stattfinden, weil von ihnen aus die Tarsusbildung der Crocodile abgeleitet werden kann, so sind es nur die geschwänzten Amphibien und die Schildkröten. Bei den ungeschwänzten Amphibien, wie bei den Eidechsen, sind wir nämlich auf

Einrichtungen gestossen, die als weiter gehende Veränderungen gefasst werden müssen, von welchen aus der Tarsus der Crocodile nicht mehr ableitbar ist. Wenn für die erste Tarsusreihe sammt dem Scaphoideum ein einziges Knorpelstück als Anlage besteht, so können daraus zwei Knochenstücke hervorgehen, die aber, durch Knorpel verbunden, doch nur ein einziges ausmachen; und wenn einige Tarsalia einmal mit Metatarsalien sich vereinigen, so ist es denkbar, dass dieser Vorgang ein immer innigerer werden kann, so dass endlich jene Tarsalia selbst ihre primordiale Selbständigkeit verlieren, aber es ist jeder vernünftigen Naturauffassung zuwider, dafür zu halten, dass jene Stücke, nachdem sie einmal durch Reihen von Formen hindurch dem Metatarsus sich angeschlossen, wieder zu selbständigen Theilen werden, und jenen Knorpelstreif zwischen Astragalo-Scaphoideum und dem Metatarsus der Crocodile herstellen könnten. Damit wäre die Beziehung zu den Eidechsen abgethan. Aehnliches gilt für die ungeschwänzten Amphibien, bei denen, um nur Eines zu erwähnen, gleichfalls Tarsuselemente vollständig rückgebildet sind, die gerade bei den Crocodilen auf der Höhe der Entwicklung stehen.

Während wir eine allgemeine Uebereinstimmung der Verhältnisse des Tarsus der Crocodile mit dem anderer Reptilien nicht verkennen dürfen, eine Uebereinstimmung, die durch die Verkümmerung der fünften Zehe, sowie durch die Veränderungen der ersten Tarsalien nicht sehr tief alterirt wird, so ergeben sich in der Form des Calcaneus, sowie in den Verbindungen der Tarsusknochen und deren Flächengestaltungen, Eigenthümlichkeiten, welche den Crocodiltarsus gegen die höheren, wie gegen die niederen Wirbelthierabtheilungen scharf abgrenzen.

Dass in der Calcaneus-Bildung eine weit über die Reptilien hinausgreifende Beziehung liegt, ist oben bereits hervorgehoben. Es bedarf also nur noch einer Auseinandersetzung der Gelenkverbindungen. In der ersten Reihe trifft man das Astragalo-Scaphoideum mit einer oberen wenig vertieften Fläche der congruenten Endfläche der Tibia durch ein straffes Kapselband angefügt. Bei Beugungen oder Streckungen des Fusses am Unterschenkel finden nur minimale Lageveränderungen zwischen beiden Knochen statt, so dass diese Gelenkverbindung bei den Bewegungen des Fusses kaum in Betracht kommt. Eine nach aussen und vorn, schräg abgedachte Facette der oberen Fläche des Astragalus verbindet sich in gleicher Weise mit dem grösseren Theile der distalen Endfläche der Fibula (Taf. V. Fig. 9). An der vorderen, (dorsalen) Fläche besitzt das Astragalo-Scaphoideum die schon mehrfach erwähnte, einen Gelenkkopf darstellende Wölbung für eine durch die zweite Reihe des Tarsus gebildete Pfanne, von welcher die äussere Hälfte durch den knorpelig bleibenden Theil des durch Rückbildung der drei ersten Tarsalia entstandenen Tarsusstückes gebildet wird. Da aber die wenig gekrümmte Gelenkfläche, welche das quere Tarsalstück dem zweiten und dritten Metatarsale bietet,

dem letzteren Knochen eine geringe Beweglichkeit am Tarsus gestattet, da ferner eine unmittelbare Verbindung zwischen dem genannten Tarsusstücke und dem Metatarsale I vorhanden ist, so werden die Bewegungen des Fusses wesentlich in dem zwischen Astragalo-Scaphoïdeum und der zweiten Tarsusreihe befindlichen Gelenke statt haben. Ein schlaffes Kapselband gestattet für Streckung und Beugung des Fusses grössere Excursionen auf dem Gelenkkopfe des grossen Knochen der ersten Tarsusreihe. Damit wären ähnliche Verhältnisse wie bei den Eidechsen gegeben, Verhältnisse die als eine Weiterentwicklung der bei den Schildkröten angebahnten Einrichtungen angesehen werden könnten. Es ergibt sich aber aus den veränderten Beziehungen des Calcaneus eine nicht zu übersehende Verschiedenheit. Der Calcaneus besitzt an seinem vorderen Stücke eine etwas nach innen gegen den Astragalus gerichtete Gelenkwölbung, die von einer entsprechend ausgeschnittenen Gelenkfläche des Astragalus aufgenommen wird. Die seitliche Wölbung am Calcaneus geht unmittelbar in die dem unteren Ende der Fibula zugekehrte obere Fläche über, so dass Fibula und Astragalus eigentlich eine einzige für den vom Calcaneus geformten Gelenkkopf dienende Pfanne bilden. In diesem Gelenke bewegt sich der Calcaneus mit dem Cuboïdeum, welches an drei Seiten mit je Einem der drei letzten Metatarsalien in oberen Gelenkflächen verbunden ist, somit gegen den Metatarsus sowohl, wie gegen den Calcaneus nur geringe Beweglichkeit zulässt. Wie auch die Einrichtung der Kapselbänder ausweist, kommt die Beweglichkeit des mit dem Cuboïdeum verbundenen Metatarsusabschnittes vorzugsweise durch die oben erwähnte Gelenkverbindung des Calcaneus mit Astragalus und Fibula zu Stande, wobei der Calcaneus an einem dem Sustentaculum Tali vergleichbaren an den Astragalus gehefteten Fortsatz sich dreht. Bei der straffen Calcaneo-Cuboïdalverbindung liegt also das in allen Hauptbewegungen des Fusses in Betracht kommende Gelenk zwischen Fibula und Astragalo-Scaphoïdeum einerseits, und Calcaneus und dem den Keilbeinen entsprechenden Stücke andererseits. Bei jeder Beugung und Streckung des Fusses tritt eine Aenderung in den gegenseitigen Beziehungen der genannten Flächen ein. Der Calcaneus bewegt sich mit dem Fusse, während das dem Unterschenkel fester verbundene Astragalo-Scaphoïdeum nur mit dem Unterschenkel sich bewegt.

Aus den Gelenkvorrichtungen am Tarsus liessen sich noch andere Bewegungen wie z. B. die auf dem Gelenkkopfe des Astragalo-Scaphoïdeum stattfindende Hebung und Senkung des inneren Fussrandes nachweisen, ich beschränke mich aber auf das Hervorheben der für meine Zwecke besonders wichtigen functionellen Differenzirung, die zwischen den zwei Knochen der ersten Reihe des Tarsus Platz gegriffen hat. Mit dem Nachweise dieser Einrichtung wird zugleich gezeigt, welche bedeutende Verschiedenheit im Tarsusbaue der Crocodile gegen den der übrigen Reptilien, wie auch der Amphibien gegeben ist. Durch die innigere Verbindung

des Calcaneus mit der zweiten Reihe der Fusswurzelknochen und durch die freie Beweglichkeit desselben Knochens gegen den Unterschenkel bildet sich eine zur Sprunggelenkbildung der Säugethiere führende Einrichtung, die durch die Verbindung des anderen Knochens der ersten Reihe mit dem Unterschenkelskelete und durch die dadurch bedingte Bildung eines partiellen Intertarsalgelenkes eine eigenthümliche keiner Abtheilung der lebenden Wirbelthiere einreihbare Complication erhält.

Bezüglich des Astragalo-Scaphoïdeum besteht bei den Crocodilen ein Anschluss an die übrigen Reptilien, bezüglich des Calcaneus jedoch kann nur ein verwandtschaftliches Verhältniss mit den Säugethieren erkannt werden, wie ja auch schon die formalen Zustände dieses Knochens ausdrücken. Es zeigt sich aber auch das die eigenthümliche Gestalt des Calcaneus bedingende Tuber als unmittelbar dem Calcaneus selbst angehörend und nicht als ein besonderes, nur mit dem Körper des Fersenbeines verwachsenes Skeletstück des Tarsus, wie von Owen irriger Weise angenommen ward, worauf ich weiter unten noch zurückkommen werde.

Aus der, wie ich glaube, einen klaren Ueberblick über den Tarsusbau der Amphibien und Reptilien bietenden Darstellung, sind auch die anscheinend um vieles verwickelteren Verhältnisse des Fuss skeletes der Vögel zu verstehen. Es bilden jene Untersuchungen durchaus unerlässliche Grundlagen, so dass sie mit Beziehung auf den Vogeltarsus als Vorarbeiten anzusehen sind. Die wichtigsten hierher gehörigen Thatsachen und ihre Deutungen habe ich bereits früher veröffentlicht*). Eine bisher fortgesetzte Reihe von Untersuchungen hat mir alles Wesentliche bestätigt, allein durch die erst nach der Mittheilung jener Beobachtungen ausgeführten genaueren Untersuchungen des Amphibien- und Reptilienfusses ist mir vieles damals noch nicht vollständig Aufgeklärtes zu bestimmterem Verständnisse gekommen, und meine Anschauungen über die Zusammenhänge des Tarsusbaues der verschiedenen Wirbelthiere sind auch für die Auffassung des Vogelfusses in manchem Einzelnen etwas geändert, im Ganzen aber gefördert worden.

Bekanntlich bildet der zwischen dem Unterschenkel und den Zehen gelegene Abschnitt des Vogelfusses ein einziges grösseres, für die ganze Abtheilung

*) Vergleichend anatomische Bemerkungen über das Fuss skelet der Vögel, im Archiv für Anatomie und Physiologie. Jahrg. 1863. S. 450—472.

höchst charakteristisches Stück, welches man seit Cuvier als dem gesammten Tarsus und Metatarsus entsprechend ansah. Man wusste, dass dieses Stück ursprünglich aus getrennten Theilen bestehe, aus drei der Länge nach sich untereinander verbindenden Metatarsusknochen, mit denen die Fusswurzel am oberen Ende verwachse. Zum Theile, in der Mitte nämlich, von einander getrennt, erhalten sich die Metatarsalien bei Aptenodytes, und der Tarsus bleibt längere Zeit hindurch unverbunden mit den Metatarsalien bei den Cursoris, den lebenden Straussen sowohl, als den ausgestorbenen Dinornithen. Dem Einen grossen „Laufknochen“ ist bei den vierzehigen Vögeln dann noch am unteren Ende ein besonderes kleineres, die innerste Zehe tragendes Stück angefügt. Damit begrenzen sich alle unsere Kenntnisse vom Vogelfusse, soweit sie nicht auf blosser Beschreibung der Formverhältnisse, Angaben von Maassen u. dgl. für die vergleichende Anatomie in den Hintergrund tretender Dinge beruhen, die ihre Zwecke in engeren und engsten Erkenntnisskreisen suchen. *)

Wie bei Aptenodytes das Bestehen dreier getrennter Tarsalstücke auf die Zusammensetzung des „Tarsus“ der Vögel hinwies, so hat schon sehr früh die Untersuchung der Entwicklung des Vogelfusses ein Gleiches gelehrt. Die ersten Angaben in dieser Hinsicht finde ich bei Tiedemann. **) Er sagt: „Dieser Knochen wird aus mehreren Knochen gebildet, welche man aber nur bei dem Vogel im Ei antrifft. Namentlich fand ich immer zwei Röhrenknochen, die nach und nach zusammenwachsen.“ Was Tiedemann übersehen hatte, erkannte v. Baer ***), nämlich zunächst, dass es nicht zwei, sondern ebensoviel knorpelig praeformirte Stücke sind, als Zehen existiren. Während die Verwachsung von longitudinalen Stücken im Vogeltarsus somit zweifellos war, verhielten sich die Beziehungen des Tarsus im Dunkeln und es ist nur das lange Getrenntbleiben eines epiphysenartigen, dem oberen Ende ansitzenden Stückes bei den Cursoris, sowie das bleibende Vorkommen eines kleinen keilförmigen Tarsalstückes am äusseren hinteren Theile des „Laufknochens“ die Veranlassung gewesen im Laufknochen den Metatarsus und den Tarsus zu erkennen. Ob jenes Epiphysenstück dem ganzen Tarsus entspräche, oder nur einem Theile desselben, und welchem, blieb ungewiss, aber aus dem Umstande, dass zwischen Metatarsus und dem unteren Ende der Tibia anscheinend nur jenes Eine Stück vorkomme, glaubte man schliessen zu dürfen, dass dasselbe

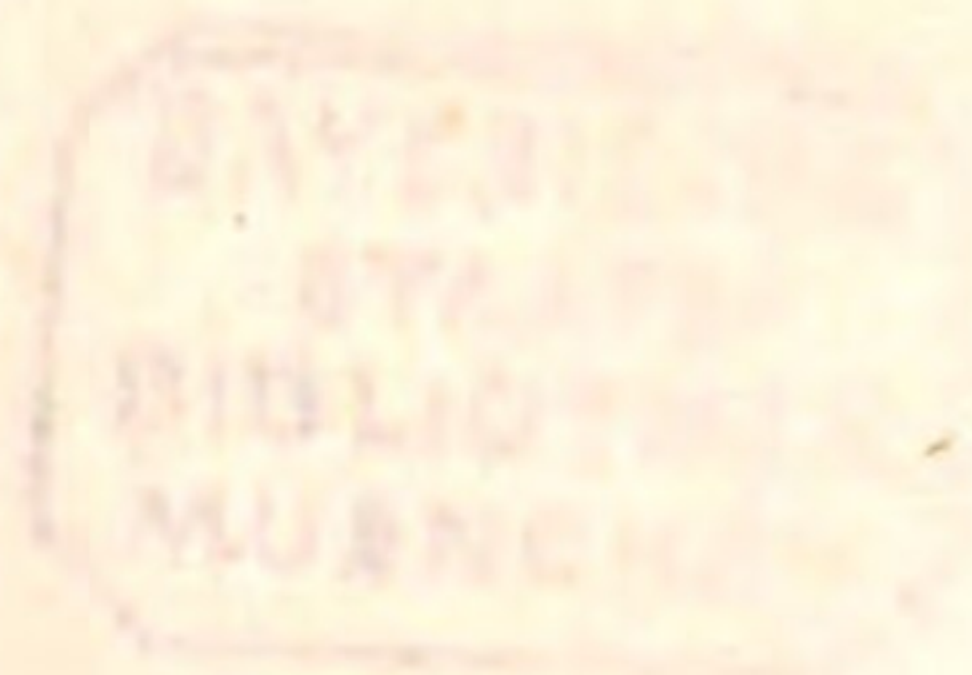
*) Hierher gehört z. B. die sehr sorgfältige osteologische Arbeit von Kessler: „Osteologie der Vogelfüsse“ betitelt. Bull. der naturf. Gesellsch. zu Moskau. No. 3 u. 4. 1841.

**) Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Bd. I. 1810. S. 265.

***) Entwicklungsgeschichte der Thiere. Thl. I. Königsberg 1828. S. 94.

dem ganzen Tarsus entspräche. Wie die knorpeligen Anlagen der Metatarsusknochen zu einem einzigen Stücke verschmelzen, so konnten ja auch die des Tarsus, die Anlagen mehrerer Tarsusstücke, zu einem einzigen Knochen zusammengetreten sein. Wer sich mit der einfachen Kenntnissnahme des rein Anatomischen nicht bescheiden wollte, der musste nothwendig zu dieser Annahme geführt werden.

Wenden wir uns zur Entwicklung der hinteren Extremität, um von daher den sichersten Aufschluss über alle die Fragen zu erlangen, die die Betrachtung des fertigen Skelets nur stellt, ohne sie zu beantworten. Am fünften Brüttage findet man beim Hühnchen die Anlagen der sämtlichen Hauptabtheilungen des Fuss-skeletes in Differenzirung begriffen, aber noch nicht vollständig und deutlich abgegrenzt, so dass an den einzelnen Stücken nur in beschränkter Weise Knorpelgewebe unterscheidbar ist. Femur, Tibia und Fibula sind deutlich erkennbar (Taf. VI. Fig. 1). In der Anlage eines jeden kann man das Knorpelgewebe unterscheiden. Vom Tarsus (Fig. 1. *ta*) bemerkt man nur ein ansehnliches Stück indifferenter Gewebsmasse, welche nach aussen zu eine rundliche, jedoch nicht scharf abgegrenzte, aus Knorpel bestehende Stelle besitzt. Vom Metatarsus sind zwei Stücke deutlicher, ein drittes undeutlicher ausgeprägt. Sie laufen in divergenter Richtung, gegen den Tarsus deutlicher geschieden, ganz allmählich in die Fussplatte aus, ohne Phalangen erkennen zu lassen. Am nächsten Tage ist ausser einer deutlichen Differenzirung des Femur, wie der Unterschenkelstücke, vorzüglich der Metatarsalabschnitt differenter geworden und am Ende jedes Metatarsalknorpels ist eine dunklere, dichtere Zellenmasse bemerkbar, die Anlage für die Phalangen. In der Folge tritt mit einem Längerwerden des Femur und der beiden Unterschenkelknochen der Tarsus und Metatarsus deutlicher hervor; noch bevor sich Gelenke bilden, besteht der Tarsus aus einer dicht an Tibia und Fibula angeschlossenen, in die Quere entwickelten Gewebsmasse, an welche drei deutliche, die Länge des Unterschenkels besitzende Metatarsalien sich anfügen. Die letzteren divergiren noch so sehr, dass die Interstitien der angeschwollenen Enden (*Capitula*) fast so breit sind als letztere selbst. Die Grenze gegen das umgebende Gewebe ist weder gegen den Tarsus noch gegen die Phalangen scharf, bei durchfallendem Lichte als eine dunklere, bei auffallendem Lichte als eine hellere Umsäumung erscheinend. Vor den Enden der drei Metatarsalien, von denen das mittlere das längste ist, hat sich aus der Anlage der Phalangen das erste Glied gebildet, am frühesten an der mittleren Zehe, am spätesten an der inneren. Eine dichtere Gewebsmasse erscheint vor diesen ersten Gliedern als Anlage der folgenden, jedoch ohne Continuitätstrennung von dem schon differenzirten Gliede und ebenso ist eine dichtere Gewebsmasse an der Stelle vorhanden, wo später die Innenzehe auftritt. An der



vorher noch nicht ausgebuchteten Contour der Fussplatte sind für die beiden äusseren Zehen kleine Ausbuchtungen aufgetreten und am inneren Fussrande bietet das noch völlig indifferente Gewebe einen ansehnlichen breiten, zur Differenzirung der Innenzehe Raum bietenden Abschnitt dar. Der Tarsus zeigt sich bei oberflächlicher Betrachtung aus einer gleichartigen Masse, die deutlich durch Unterschenkel und Metatarsus abgegrenzt wird. Eine genauere Untersuchung ergibt einen dunklen, den Tarsus durchziehenden Querstreif, der gegen den inneren Fussrand zu deutlicher, am äusseren dagegen nicht mehr bemerkbar ist. (Taf. VI. Fig. 2. s. i.)

Die im vorigen Stadium für alle wesentlichen Theile vorhandenen Anlagen gehen fernerhin folgende Veränderungen ein. An den Knorpeln des Ober- und Unterschenkels grenzen sich die Mittelstücke scharf vom benachbarten Gewebe ab, Knorpel scheidet sich vom Perichondrium und an Femur wie an Tibia tritt im Perichondrium eine ringförmige Ossification auf, die in der Mitte mächtiger sich bildend, sehr bald wie ein kleiner Ringwulst erscheint. Während bei den Säugethieren die langen Röhrenknochen mit Binnenkernen ihre Verknöcherung beginnen, geht bei den Vögeln der Ossificationsprocess der genannten Knochen vom Perichondrium aus, ohne dass vom Knorpel auch nur eine Spur der Verkalkung verbleibe. Darin stimmt die Entwicklung der Röhrenknochen der Vögel mit jener der Amphibien und Reptilien überein. Den eigenthümlichen Ringwulst hat Bruch in seinen neuen Mittheilungen älterer histiologischer Untersuchungen angegeben, die genaueren Vorgänge sind schon in seiner älteren grösseren Arbeit über das Knochengewebe geschildert worden*). Die Verknöcherung erscheint hier vor der völligen Differenzirung des Kniegelenkes, wie der übrigen Gelenke der unteren Extremität. Die Fibula (Taf. VI. Fig. 3. p) erreicht noch den Tarsus; am Tarsus selbst ist die ihn in einen oberen (s) und unteren (i) Abschnitt sondernde Grenze deutlicher hervorgetreten, noch mehr haben sich aber die Metatarsalien (m) gesondert, die nunmehr, länger geworden, in fast paralleler Anordnung verlaufend erkennbar sind. Die Basen der drei schon früher gebildeten stossen am Tarsus an einander, darauf verdünnt sich jedes Metatarsale etwas, so dass zwischen je zweien eine, gegen die verdickten Enden enger werdende, von indifferentem Gewebe gefüllte Spalte existirt. Das Metatarsale der Innenzehe (I) hat sich differenzirt, sein kolbiges Ende steht um eben so viel höher gegen das nächstfolgende Metatarsale als das Ende des letzteren von dem des mittleren Metatarsale entfernt

*) Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Knochengewebes. S. 111. (In den Neuen Denkschriften der Allg. Schweiz. Gesellsch. f. d. ges. Naturwissensch. Bd. XII. Zürich 1852.)

ist. Das obere Stück des innersten Metatarsale erreicht nicht ganz den Tarsus, verläuft vielmehr in eine dünne, dem nächsten Metatarsale angeschmiegte Gewebsmasse aus. Von Phalangen hat sich das erste Glied der Innenzehe differenziert und an den drei übrigen ist noch je ein zweites Glied sichtbar geworden. Für die folgenden Glieder sind nur dichte, indifferente Zellenmassen vorhanden.

Einige Tage später ist ausser der allgemeinen Grössenzunahme eine bedeutendere Längenentwicklung sämtlicher Theile zu constatiren, dabei haben sich die Condylen des Femur und der Tibia massiver gestaltet, der Tarsus mehr in die Quere entwickelt und am Metatarsus ist das innerste Stück weniger weit nach aufwärts zu verfolgen, so dass es mit dem Längewachsthum der übrigen drei Metatarsalia nicht gleichen Schritt gehalten zu haben scheint. Die Zehen sind bis auf das Nagelglied sämtlich differenziert, so dass an der Innenzehe eine, an der folgenden zwei, an der nächsten drei und an der letzten, äusseren vier knorpelige Phalangenstücke unterscheidbar sind.

Etwa um den zwölften bis dreizehnten Brütetag werden die Gelenke differenziert, ausser dem Kniegelenk bildet sich ein Gelenk an der Stelle, welche vorher als eine dunkle Linie die Quertheilung des Tarsus angedeutet hatte. Durch eine Querstellung länglicher Zellen und durch Lockerung der Intercellularsubstanz giebt sich die erste Gelenkbildung kund. Sie erscheint früher am Kniegelenke, als an dem Gelenke, welches im Tarsus auftritt und welches wir als Intertarsalgelenk bezeichnen wollen.

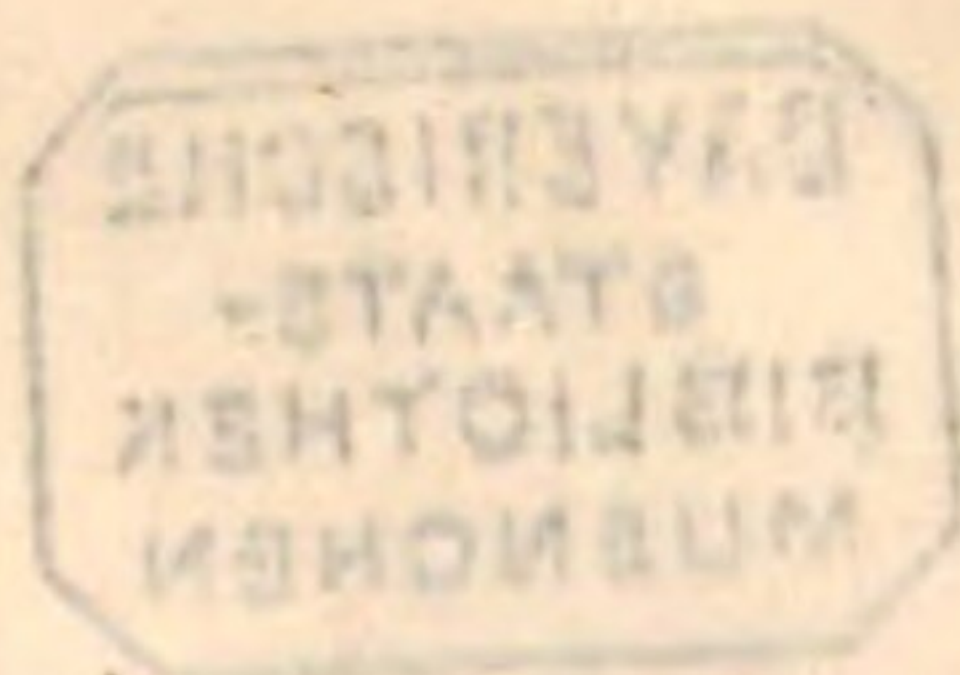
Die Gelenke zwischen dem Metatarsus und den Zehen und ebenso die Interphalangalgelenke sind noch nicht entwickelt, auch zwischen Tibia, (welche nunmehr allein an das obere Tarsusstück stösst, da die Fibula es nicht mehr erreicht,) und dem oberen Tarsusstücke, ebenso wie zwischen den dicht aneinandergeschlossenen Basen der Metatarsalia und dem unteren Tarsusabschnitte scheint es zu einer Gelenkbildung kommen zu wollen, da hier dichte Zellmassen ohne Intercellularsubstanz sich finden, ganz so, wie an jenen Stellen, an welchen Gelenke entstehen. Die folgenden Stadien lehren jedoch, dass dort keine Gelenkbildung auftritt. Man findet nämlich, dass später unter fortwährender Volumszunahme der einzelnen Theile keine Continuitätstrennung der Gewebe Platz greift, dass vielmehr eine indifferent bleibende Gewebsschicht zwischen dem unteren Ende der Tibia und dem oberen Tarsusstücke einerseits, dann zwischen dem Metatarsus und dem unteren Tarsusstücke fort dauert. Auf dieselbe Weise wie Femur und Tibia die Verknöcherung begannen, tritt dieselbe dann auch an Fibula, sowie an den drei langen Metatarsalien auf; jedes der letzteren versieht sich mit einer peripherischen Knochenschicht, die für jedes, auch da wo sie aneinander zu liegen scheinen, nach Ausweis von Querschnitten selbständig ist. Die Interstitien der Me-



tatarsalien sind enger geworden und nur die Enden sind noch etwas weiter von einander entfernt. Für alle Zehen sind sämtliche Phalangen vorhanden, von innen nach aussen gezählt: 2, 3, 4, 5; die Zehen selbst sind über die Fussplatte vorgewachsen, aber noch wie durch eine Schwimnhaut untereinander seitlich vereinigt. Ausser am Hühnchen habe ich dieses Stadium auch an Embryen des Staar und des Bussard untersuchen können. — Da es nicht meine Absicht ist eine vollständige Darstellung der Entwicklung aller Theile des Fuss skeletes zu geben, ich vielmehr nur bezwecke, die bisher unverständlichen Verhältnisse klar zu machen, so können wir, nachdem alle Theile des Mittelfusses und der Zehen bereits angelegt, und ebenso die Skeletstücke des Unterschenkels weit vorgeschritten sind, unser Augenmerk mehr auf den kritischen Abschnitt, auf den Tarsus selbst werfen. Es sind an diesem zwei Theile, die in fortschreitender Sonderung begriffen sind, schon oben unterschieden worden. Das obere, grössere Stück verbindet sich jetzt ausschliesslich der Tibia und entwickelt zwei starke condylenartige Vorragungen, die durch einen mittleren Ausschnitt von einander getrennt sind und die in Vertiefungen passen, welche die obere Fläche des unteren Tarsusstückes darbietet. Der innere dieser beiden Condylen, wie ich die Hervorragungen heissen will, springt etwas weiter vor und um ebensoviel ist das untere Tarsusstück weniger hoch. Der äussere, weniger gegen den Tarsus vorragende, umgreift das untere Ende der Tibia und dort hängt mit ihm ein von einer Faserschichte umgebener Zellenstreif zusammen, der von dem weiter nach oben gerückten Ende der knorpeligen Fibula ausgeht*). Es ist dieses obere Tarsusstück nicht weiter getheilt, sein Knorpelgewebe ganz gleichmässig, auch das untere Tarsusstück bleibt ein Ganzes, in der Mitte am stärksten, nach den beiden Seiten zu, am meisten am inneren Rande, verdünnt. Diese ungleiche Dicke rührt erstlich von der Gestaltung der dem oberen Tarsusstücke congruenten oberen Fläche, zweitens von der Stellung der Metatarsalbasen in ungleichen Ebenen. Die Verbindung des oberen Tarsusstückes mit der Tibia ist längere Zeit hindurch eine lockere, wird aber dann inniger, so dass es nur an etwas macerirten Objecten gelingt, die Tibia vom Tarsus zu lösen. Das untere Stück bleibt etwas später noch selbständig und es kann jedes der drei an es sich anfügenden Metatarsalien leicht abgelöst werden.

Indem die als dunkle Grenze den Tarsus von der Tibia wie vom Metatarsus scheidende Gewebsmasse durch eine nach beiden Seiten hin vor sich gehende Umwandlung im Knorpelgewebe immer mehr schwindet, verlieren die beiden Tarsus-

*) Diesen Ausläufer der Fibula hat auch Bruch bemerkt, und in der oben citirten Abhandlung Taf. III. Fig. 4, 5, 6 abgebildet.



abschnitte ihre Selbständigkeit und verschmelzen nach und nach mit den ihnen zunächst gelegenen Theilen des Fuss skeletes, das obere mit der Tibia, das untere mit dem Metatarsus. Am oberen beginnt die Verschmelzung aussen und innen, die Grenze ist da vollständig verwischt, während sie in der Mitte noch länger fortbesteht und auch am unteren Stücke des Tarsus verhält es sich ähnlich, da das mittlere der drei Metatarsalien noch trennbar ist, während die beiden anderen schon verschmolzen erscheinen. Die Verwachsung ist beim Hühnchen nicht etwa bloss eine feste Aneinanderfügung mittels eines heterogenen Gewebes, sondern eine continuirliche Verschmelzung der Grundsubstanz der beiderseitigen Knorpel, in denen nachher selbst nicht einmal aus der Stellung der zelligen Elemente auf den früheren Zustand geschlossen werden kann. Ist diese Verbindung einmal vollendet, so besteht auch in den feineren Texturverhältnissen keinerlei Spur einer Grenze mehr, es scheint dann das obere Tarsusstück vollständig der Tibia anzugehören und untere Condylen des Schienbeines vorzustellen, die jenen des Femur sehr ähnlich, allein nicht wie diese nach hinten, sondern nach vorn gerichtet sind. Ebenso verbindet sich das untere Tarsusstück den drei im übrigen noch längere Zeit getrennten grösseren Metatarsalien.

Die bei dem Hühnchen sehr frühzeitig innige Verbindung des oberen Tarsusstückes mit der Tibia scheint keine ganz durchgreifende Erscheinung zu sein. Bei jungen noch nicht vollständig flüggen Tauben (Taf. VI. Fig. 7) ist noch eine deutliche Grenze nachweisbar, bei anderen, so bei der Gans, beim Kukuk, Staar, Sperling ist die Verbindung sehr frühzeitig eine vollständige. Die Verknöcherung der aus dem Tarsus hervorgegangenen, mit anderen Theilen des Fuss skelets verbundenen Stücke geht unabhängig von den Theilen vor sich, mit denen sie sich vereinigt haben, und es zeigt sich somit die längere Selbständigkeit der bezüglichen Abschnitte. Was die Tibia angeht, so schreitet die Verknöcherung der früher erwähnten Rindenschichte nach beiden Enden gleichmässig vor und noch während des Eilebens geht eine Auflösung des Knorpels in Markräume vor sich, welche gegen die beiden Enden zu auswachsen. In dem epiphysenartig der Tibia angefügten Tarsusstücke bilden sich gleichfalls Knorpelcanäle, die mit Markzellen gefüllt sind und die allmählich zwei discrete Ossificationspuncte entstehen lassen. Der eine, grössere entspricht dem inneren, der andere, kleinere dem äusseren Theile des betreffenden Tarsusabschnittes. Zuweilen tritt noch ein dritter Knochenkern auf, dessen ich bereits in meiner früheren Mittheilung gedacht habe. Er liegt hinten und aussen am unteren Ende der Tibia und kann nicht mit Bestimmtheit als dem Tarsus angehörig angesehen werden, da er etwas höher als die anderen gelagert und die Grenze zwischen Tarsus und Tibia lange vorher verschwunden ist. Bei jungen, halberwachsenen Hühnern sind die beiden regelmässigen Kerne

noch von einander durch Knorpel getrennt, später fliessen sie zusammen und erst nachher erfolgt die Verschmelzung mit der Tibia. Bei der Taube geht die Verbindung der Knochenkerne früher vor sich. Junge, noch nicht ganz flügge Individuen (Taf. VI. Fig. 7. s) zeigen schon eine einzige quere Knochenmasse im oberen Tarsusstück, während die Tibia (t) an ihrem unteren Ende in einem grossen Stücke noch knorpelig ist. Bei denselben Exemplaren besteht auch das untere Tarsusstück (i) bis auf eine dünne oberflächliche Schicht aus Knochen, der bis dicht an die knorpeligen Basaltheile der drei Metatarsalien (m) reicht. Beim halberwachsenen Huhn (Taf. VI. Fig. 4) ist im unteren Tarsusstück ein einziger, in der Mitte gelegener Knochenkern, von dem aus der noch grösstentheils knorpelige Tarsusabschnitt ossificirt. Im Allgemeinen scheint der Satz zu gelten, dass das obere Tarsusstück, auch verknöchert, früher in die Tibia aufgenommen wird, als das untere dem Metatarsus sich verbindet, so dass also die bei den früheren Zuständen erwähnte Zeitverschiedenheit der Knorpelverschmelzung auch bei der Verknöcherung noch wahrgenommen wird. Bei jungen Staaren und Sperlingen, wenn sie schon flügge, aber noch nicht völlig autophag sind, ist das obere Tarsusstück mit der Tibia vollständig verschmolzen, nur in der Anordnung der Markräume zeigt sich eine Verschiedenheit und die rundlichen Formen der letzteren, welche die Substanz des unteren Tarsusstückes spongiös erscheinen lassen, contrastiren sehr auffällig gegen die langgestreckten Räume des nächst gelagerten Stückes der Tibia. Bei denselben Thieren ist das untere Tarsusstück bis auf die überknorpelte Gelenkfläche ossificirt und besitzt gleichfalls rundliche Markräume. Es ist aber vom Metatarsus noch scharf geschieden, da die Enden der Metatarsalien noch mit einer ansehnlichen Knorpelschichte versehen sind. Die längere Selbständigkeit des unteren Tarsusstückes darf als eine sehr verbreitete angesehen werden, denn aus den Mittheilungen von Owen*) geht hervor, dass auch bei den Cursors der Metatarsus verhältnissmässig sehr spät mit dem Tarsusstücke verwächst, welches nach meinen Untersuchungen nur einen Theil des Tarsus vorstellt, und dass es noch ein völlig getrennter Abschnitt ist, während das obere Stück schon längst in die Tibia überging.

*) Owen beschreibt den Metatarsus eines jungen Strausses, an dem die drei Metatarsalien nicht mit dem bezüglichen Tarsusabschnitte verwachsen waren. Transactions of the zoological Society. Vol. III. p. 243. pl. 28. Fig. 1. Ferner giebt er Darstellungen des Metatarsus der Dinornithen, wo in einem Falle (bei Dinornis crassus) die „Tarsalepiphyse“ noch durch eine deutliche Grenzmarke vom Metatarsus geschieden war, indess sie in einem andern Falle (bei Dinornis elephantopus) vom Metatarsus entfernt war. Transact. zool. Soc. Vol. IV. p. 149. pl. 45. Fig. 1, 2.

Die Veränderungen, welche die knorpeligen Anlagen der Metatarsalien bei der Verknöcherung erleiden, sind eigenthümliche. Nachdem um jedes von ihnen eine Knochenschichte gebildet ist, bleibt der Knorpel noch längere Zeit völlig unverändert. Es wächst nun, und zwar um jedes Metatarsale besonders, die corticale Knochenschichte wie bei den Säugethieren dadurch in die Dicke, dass sich auf ihr senkrechte Knochenleistchen erheben, die am freien Rande gegen einander wachsen und damit longitudinale Canäle (Markcanäle) umschliessen. Die letzteren unter spitzen Winkeln anastomosirend verengen sich allmählich durch concentrisch an ihrer Innenfläche abgelagerte Knochenlamellen. Die Verdickung der um ein Metatarsale gebildeten Knochenschichte erfolgt anfangs gleichmässig, indem immer neue Längsleistchen den schon geschlossenen Canälen sich anfügen, um wieder sich zu schliessen und so den ersten Vorgang fortzusetzen. Bald aber findet zwischen den Metatarsalien keine Knochenbildung mehr statt und nur im übrigen Umkreise geht der erwähnte Process noch vor sich, so dass der gesammte Metatarsus allmählich von einer gemeinsamen, die drei knorpeligen Metatarsalien umschliessenden, dicht stehende Markcanäle aufweisenden Knochenmasse umgeben wird. Beim Hühnchen ist schon am 17. oder 18. Brüttage der bei weitem grösste Theil des Metatarsus von solcher gemeinschaftlichen Knochenmasse gebildet. Bei der Gans besteht in sonst gleichem Entwicklungsstadium zwar der grösste Theil des Metatarsus ebenfalls schon aus Knochensubstanz, allein es ist der auf jedes der drei Metatarsalien treffende Abschnitt noch deutlich unterscheidbar (Taf. VI. Fig. 8). Die primitiven Metatarsusknochen (*k*) erleiden um dieselbe Zeit Veränderungen. Man sieht auf Querschnitten in der Peripherie des Knorpels gelagerte Markräume (*m*), die nicht sofort nach innen wuchern, sondern erst unter der Innenfläche der ersten, den Knorpel umgebenden Knochenschichte sich hinerstrecken. Bei der Gans sind so vier bis sieben, zuweilen ganz regelmässig gestellte Markräume vorhanden, von denen einzelne sich unter einander verbinden, ohne für's Erste sich weit nach innen zu erstrecken. Dass sie nicht sofort zu einer Auflösung des Knorpels führen, zeigt der Umstand an, dass sie gegen den Knorpel zu eine dünne Schichte (Taf. VI. Fig. 8. *o*) absetzen. Beim Hühnchen vermisste ich diese Knochenschichte und es zeigen sich die Markräume an Zahl geringer, an Caliber aber beträchtlich grösser und nicht bloss auf die periphere Knorpelschichte beschränkt, sondern oft weit in den Knorpel hineinragend, oder durch ihn hindurchziehend. Von wo die Bildung dieser Markräume ausgeht, ist mir nicht ganz gewiss. Auf zahlreichen, genauer untersuchten Querschnitten fand ich nur sehr spärliche Verbindungen mit den Markcanälen der periostalen Knochenschichte, so dass die Vermuthung entstand, dass die Markcanäle im Knorpel selbständig aufträten und den Knorpel allmählich auflösend sich weiter entwickelten. Wenn man erwägt, dass

selbst bei sehr mächtig entwickelten Markräumen die den Knorpel zunächst umgebende Knochenlamelle in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ganz vollständig erhalten bleibt, so möchte man darin eine weitere Begründung jener Vermuthung erkennen, jedenfalls aber ist der ganze Vorgang ein eigenthümlicher, von der Verknöcherung der homologen Skelettheile der Säugethiere abweichender*). Die ursprünglichen Lücken zwischen den drei Metatarsalien werden sehr frühe durch Knochenmasse ausgefüllt, aber nicht in der ganzen Länge, indem theils weite, von hinten nach vorn ziehende Markcanäle, theils grössere Spalten auch in späterer Zeit zwischen den Metatarsalien bestehen.

Mit der Verknöcherung des Metatarsus, deren Resultat die Bildung eines einzigen, vom damit verbundenen Tarsusstücke abgesehen, aus drei getrennten Anlagen hervorgegangenen Skelettheiles ist, verbindet sich eine bis jetzt noch nicht genauer gewürdigte Lageveränderung. Die drei anfänglich stark divergirenden, dann sich ziemlich parallel richtenden Metatarsalien liegen mit dem Beginn der Verknöcherung noch in einer und derselben Ebene. Die beiden seitlichen Metatarsalien bewahren dies Verhalten, während das Mittelstück (Metatarsale III) mit seinem oberen Ende allmählich hinter die beiden seitlichen geräth, mit seinem unteren Ende vor dieselben. (Man vergleiche hierüber Fig. 5 u. 6 auf Taf. VI). Durch dieses Aufgeben der parallelen Beziehungen werden eigenthümliche Sculpturverhältnisse des Tarso-Metatarsusknochen hervorgebracht, da das untere, die mittlere Ge-

*) Anmerkung. Die längere Erhaltung des primordialen Knorpels innerhalb des von aussen her stets fortwachsenden Knochens findet auch an den übrigen langen Knochen der Vögel statt. Bruch verdanken wir die erste genauere Mittheilung darüber. (Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Knochensystems S. 111. u. folgende, in den Neuen Denkschr. der Allg. Schweiz. Gesellsch. für die ges. Naturwiss. Bd. XII. Zürich 1852.) Humerus, Radius, Ulna, Femur und Tibia sind von mir darauf specieller untersucht worden. Der Knorpel verkalkt nicht in ausgedehnterem Maasse, sondern zeigt nur hie und da einen Streifen oder eine Schichte von Kalkkrümeln nahe an der Oberfläche. Die Auflösung des Knorpels geschieht im Mittelstücke jenes Knochen durch die Bildung von grösseren weiteren Markräumen, die bald zusammenfliessen, und so einen grossen mit jungen Zellen gefüllten, aussen von der periostalen Knochenmasse begrenzten Raume an die Stelle des primordialen Knorpels setzen. An den Enden des Knochens findet die Bildung kleinerer Markräume im Knorpel statt, und die Verknöcherung ist daselbst wenig von jener der Säugethiere verschieden, wenn wir davon absehen, dass eine Epiphysenbildung bei den Vögeln nicht vorzukommen scheint. Ein Zusammenhang des geschilderten Vorganges mit der Entwicklung der Pneumaticität der Knochen ist kein sehr inniger, denn es findet sich jener Vorgang an später pneumatisch werdenden Knochen wie an beständig markhaltigen in ganz übereinstimmender Weise. Ueberdies ist, wie Bruch gleichfalls schon angegeben, auch bei den Amphibien ein längeres Fortbestehen der Knorpelanlage in Knochen vorhanden. — Bei Säugethieren ist etwas ähnliches durch H. Müller bei der Verknöcherung der Rippen beobachtet worden. —

lenkrolle tragende Ende des Metatarsale III etwas über die Vorderfläche der beiden seitlichen (Metatarsale II u. IV) sich erhebt, so wird die Vorderfläche des unteren Abschnittes des Laufknochens stärker gewölbt und es ergiebt sich zugleich die Bildung von zwei, etwa ein Drittheil der Gesamtlänge des Knochens einnehmenden, gegen die Mitte hin flach auslaufenden seichten Längsfurchen. Da das mittlere Metatarsale am oberen Ende zurücktritt, so findet sich an der Vorderfläche (Fig. 5) eine entsprechende mittlere Vertiefung, die nach oben zu weiter sich einsenkt. Das umgekehrte Verhalten, nämlich zwei obere schwache Seitenfurchen und eine untere, mittlere, stärkere Furche trifft sich für die hintere Fläche (Fig. 6). Bei noch nicht ganz ausgewachsenen Vögeln ist diese Lageveränderung und die dadurch hervorgehende Aenderung des Relief sehr deutlich, doch ist sie nicht bei allen gleichmässig ausgeprägt und wird überdies noch etwas verwischt durch das Hinzukommen für den Verlauf der Streck- und Beugesehnen belangreicher Furchen und Leisten.

Da schon zwischen den primordialen Metatarsalien Blutgefässe hindurchtreten, welche auch noch, und zwar constant am oberen Ende, beim ausgebildeten Thiere ihre bestimmten, die Dicke des Tarso-Metatarsus durchsetzenden Canäle besitzen, so wird die Richtung dieser Canäle von dem Grade der Abweichung des mittleren Metatarsale abhängig sein. Während die beiden Canäle ursprünglich parallel mit einander von vorn nach hinten treten, so werden sie auf diesem Verlaufe um so mehr divergiren, je weiter das mittlere Metatarsale an seinem oberen Abschnitte nach hinten gerückt ist und bei hohem Grade dieser Lageveränderung werden die vorderen Oeffnungen der beiden Canäle sogar zusammenfliessen, kurz, je näher sie vorn an einander stehen, desto weiter werden die hinteren Oeffnungen von einander entfernt sein. An dem kurzen, aber breiten Tarso-Metatarsale der Papageien verlaufen die Canäle fast ganz parallel, dem entspricht die ganz geringe Lageveränderung des mittleren Metatarsale.

In ähnlicher Weise verhält sich auch der Laufknochen der Pinguine, bei denen die Entstehung der Canäle der übrigen Vögel aus Metatarsalinterstitien auch im erwachsenen Zustande klar ist. Hinsichtlich der Lageveränderung des mittleren Metatarsale bieten die Pinguine und Papageien die einfachsten Zustände, von denen aus zahlreiche Zwischenformen zu den extremen Verhältnissen führen, welche durch eine einfache vordere Oeffnung und zwei daraus entspringende, nach hinten beträchtlich divergirende Canäle gekennzeichnet sind. Das letztere bieten einzelne Stelzvögel und Schwimmvögel dar. Durch das Ausbeugen des mittleren der drei Metatarsalien wird ein nach hinten ragender Vorsprung gebildet, der von einem Fortsatze des unteren Tarsusstückes überwachsen, mit einem *Tuber calcanei* einige Aehnlichkeit besitzt und der die Ansicht, dass mit dem Metatarsus der ge-

sammte Tarsus verbunden sei, nur bestärkt hat, und auch ohne weiteres von manchen Autoren mit dem Calcaneus verglichen wurde. Wie wenig solches zulässig ist, geht aus meiner Darstellung der Bildung des Vogelfusses deutlich hervor. Ebenso wenig darf aber auch ein häufig in den Strecksehnen, nahe an ihrer Insertion liegendes Stück als abgelöstes oder rudimentäres Fersenbein betrachtet werden, wie das von Owen*) geschah. In allen jenen Fällen, in welchen von jenem Fortsatze aus eine senkrechte Leiste auf der hinteren Seite des Tarso-Metatarsus sich hinzieht, gehört diese Leiste zum mittleren Metatarsale. Es ergibt sich dies deutlich aus der Lage der hinteren Oeffnungen der Metatarsalcanäle, die immer zu beiden Seiten am oberen Ausläufer der Leiste zu finden sind und auch, wenn die Leiste einen sehr seitlichen Verlauf besitzt, in den entsprechenden Beziehungen sich finden. Der Tarso-Metatarsus von Raubvögeln bietet hierüber Aufschlüsse. Während die drei längeren Metatarsalien (II, III, IV) sowohl durch ihre Verbindung, wie durch ihre Lagenveränderungen von dem ursprünglichen Zustande immer weiter sich entfernen, haben auch für das Metatarsale I Veränderungen stattgefunden, die jedoch zum grossen Theile darin bestehen, dass es mit den anderen nicht gleichen Schritt hält. Mit dem Längewachsthum des übrigen Metatarsus wird es immer weiter nach abwärts vom Tarsus entfernt und richtet sich zugleich durch die Entwicklung einer queren Gelenkrolle immer weiter nach hinten, wodurch die ganze Innenzehe ihre eigenthümliche Stellung und Richtung empfängt. Es ist bedeutungsvoll, dass bei Schwimmvögeln die primitiven Verhältnisse relativ am wenigsten vollständig verloren gehen. Das ist ersichtlich in der Verbindung aller vier Zehen durch eine gemeinschaftliche Schwimmhaut bei den Pelecanen, wodurch zugleich die Innenzehe etwas weniger auffallend nach hinten gerichtet ist, noch mehr aber tritt es hervor bei den Pinguinen, deren Innenzehe bekanntlich mit den übrigen dreien nach vorn sieht. Dabei ist zugleich auch daran zu erinnern, dass hier, wie auch bei den nahestehenden Alken, der Metatarsus bei der Bewegung auf dem Lande den Boden berührt.

*) Artikel Aves, in Cyclopaedia of Anat. and Physiol. Vol. I. S. 288. und On the Archetype and Homologies. S. 186. An letzterem Orte giebt Owen zwar nicht ausdrücklich an, dass er jenes Stück dem Fersenbein gleichsetze, allein er sagt von den Metatarsalien: „they coalesce proximally with the two primitively distinct tarsal bones (68)“, und kann, indem er von zweien spricht, nur das problematische Fersenbein mit darunter begriffen haben. Die Darstellung auf Pl. II. Fig. 4 bestätigt zudem, dass er jenes Stück dem Tarsus beizählt.

Es wird sich nun um die Frage handeln, in welcher Weise die geschilderten Theile des Vogelfusses, speciell die beiden zwischen Unterschenkel und Tarsus bestehenden, je mit einem der letzteren sich verbindenden Stücke zu deuten sind und wie diese Bildung in Zusammenhang gebracht werden kann mit dem Tarsusbaue der übrigen Wirbelthiere. Dass wir nimmermehr an den Tarsus der Säugethiere Anknüpfungspunkte finden, wird jedem klar sein, der beiderlei Zustände kennt. In der ersten Anlage des Fusses, bevor der Tarsus in zwei Abschnitte sich scheidet, besitzt das gesammte Skelet der hinteren Extremität allerdings einige Aehnlichkeit mit der Anlage des Fuss skeletes von Säugethieren, allein nur in oberflächlicher Weise, nicht mehr als auch der Amphibien- und Reptilienfuss gewisse allgemeine Verhältnisse mit dem der Säugethiere gemeinsam hat. Jene allgemeine Aehnlichkeit löst sich aber mit der allmählichen Entwicklung des Tarsus und verschwindet vollständig, sobald die definitiven Beziehungen des letzteren hervortreten und das Intertarsalgelenk zum wichtigsten wird, indem eine Sprunggelenkbildung durch die Verwachsung des oberen Tarsusstückes mit dem unteren Ende der Tibia ganz unmöglich wird; und wenn dann auch noch das untere Tarsusstück nicht nur einer weiteren Gliederung und Trennung in einzelne Tarsalien entbehrt, sondern sogar mit drei unter einander verwachsenden Metatarsalien zu einem einzigen ansehnlichen Knochen sich verbunden hat, dann bleibt am ganzen Tarsus und Metatarsus auch gar nichts mehr, was an die analogen Theile des Säugethierfusses erinnerte. Wenn auch bei manchen Säugethieren, z. B. den Wiederkäuern, eine Metatarsusverschmelzung die Regel ist, so hat diese Erscheinung nur die allgemeinste Beziehung und es hiesse den Zusammenhang der Einrichtungen vollständig missverstehen, wenn man, die eigenthümliche Phalangenvermehrung des Vogelfusses, dann die, auch bei verschmolzenen Metatarsalien noch reiche Gliederung des Fusses der Säugethiere nicht achtend, zwischen beiderlei Metatarsusverwachsungen einen morphologischen Zusammenhang annehmen wollte. Wir müssen also, um Ausgangspunkte zur Vergleichung zu gewinnen, von den Säugethieren vollständig absehen, und werden uns zu einer tieferen Stufe wenden müssen. Festere Anhaltspunkte zur Vergleichung bieten die Reptilien. Bei diesen ist ein oberes Tarsusstück oftmals von mir nachgewiesen worden, ein Skelettheil, welcher ursprünglich, wie bei den geschwänzten Amphibien, durch vier Stücke repräsentirt wird. Schon bei einzelnen Schildkröten (Emys) ist ein einfaches oberes Tarsusstück vorhanden, nach meinen Beobachtungen auch bei Eidechsen aus allen Abtheilungen. Es hat dieses Stück schon da dieselben Beziehungen zum Unterschenkel erlangt, wie bei den Vögeln, indem es wenig oder gar nicht beweglich, mit dem Unterschenkel verbunden ist. Am Vogelfusse ist diese Verbindung auf eine höhere Stufe getreten, sie ward zur Verschmelzung, die schon bei der merkwürdigen fossilen Mischform

Compsognathus angebahnt war. Wie der Reptilienfuss bewegt sich durch jene Verbindung auch der Vogelfuss im Intertarsalgelenk. Es ist aber das obere Tarsusstück der Reptilien nach meiner Auffassung aus folgenden Elementen zusammengesetzt: Tibiale mit Intermedium haben sich zu einem Astragalus vereinigt, dem verband sich gegen den übrigen Tarsus hin das Centrale und von der äusseren Seite hat sich damit das Fibulare (Calcaneus) vereinigt; wenn nun das obere Tarsusstück der Vögel dem der Reptilien entspricht, so muss es auch den vier in jenes eingegangenen Tarsuselementen homolog sein. Der Beweis, dass es jenen vier Elementen entspricht, lässt sich nicht dadurch führen, dass man selbe in seiner Anlage etwa nachwiese, denn es ist allezeit nur ein einfaches Stück, aber der Beweis lässt sich führen durch die Vergleichung mit dem gleichfalls allezeit einfachen cruralen Tarsusstück der Eidechsen. Wenn erkannt ist, dass das obere Tarsusstück der Vögel jenem der Eidechsen homolog ist, so kann auch kein Zweifel mehr bestehen, dass es den oben erwähnten vier primordialen Stücken entsprechen muss, denn es ist schon oben von mir durch Vergleichung des Tarsus der Schildkröten und Eidechsen nachgewiesen worden, dass vier Tarsuselemente zu einem einzigen sich verbinden. Es wird sich also wesentlich nur um die Feststellung der homologen Theile bei Vögeln und Eidechsen handeln, und diese ist leicht ausführbar, sobald wir die embryonischen Zustände des Fuss skelets der Vögel in's Auge fassen. Ein quergestelltes Knorpelstück liegt dicht am unteren Ende der Tibia und verbindet sich auch noch mit der Fibula. Bei Eidechsen wie bei den Vögeln bietet dieses Stück gewölbte Gelenkflächen für den zweiten Abschnitt des Tarsus. Der tibiale Abschnitt ist meist der grössere, der fibulare der kleinere, und dem entsprechend gestalten sich die in beiden Abschnitten auftretenden Knochenkerne, es erscheint ein grösserer im tibialen, ein kleinerer im fibularen Theile. Beide Knochenkerne verschmelzen und bilden aus dem einfachen Knorpel ein einfaches Knochenstück, welches bei den Reptilien nur durch Bandmasse an Fibula und Tibia befestigt wird, bei den Vögeln nur mit der Tibia sich verbindet, da die Fibula, indem sie nicht im gleichen Maasse mit der Tibia wächst, vom distalen Ende der Tibia entfernt wird. Dass die Tibia der Vögel im erwachsenen Zustande der alleinige Träger des Tarsus ist, könnte benützt werden um das obere Tarsusstück nur aus einem Theile des der Eidechsen bestehend zu erklären, nur aus dem Theile, der mit der Tibia verbunden ist, so dass das Fibulare den Vögeln abginge. Eine solche Deutung widerlegt sich durch die Untersuchung der Anlage des Fusses (Taf. VI. Figg. 1—3), wo wir die Fibula (*p*) bis auf den Tarsus herabreichen sehen, so dass hier offenbar ein Theil des Tarsus der Fibula entspricht. Sie widerlegt sich ferner durch das Verhalten der Knochenkerne, denn es besteht auch bei Vögeln, wie oben erwähnt, ein fibularer Knochenkern im oberen Tarsusstück. Die Ver-

kümmerung der Fibula ist daher ohne Einfluss auf das crurale Tarsusstück, dem sich die Tibia durch grössere Breite ihres unteren Endes adaptirt. *)

Bezüglich des unteren Abschnittes des Tarsus der Vögel ist die Vergleichung, die Rückführung auf homologe Stücke anderer Wirbelthiere, etwas schwieriger. Es sind aber auch hier nur die Reptilien, bei denen Aufschlüsse gewonnen werden können. Da wir schon vier Stücke für einen Abschnitt des Tarsus in Verwendung gebracht sehen, bleiben nur noch der Zahl der Metatarsalien entsprechend vier primordiale Tarsalien in Betracht zu nehmen. Die Reptilien bieten uns an diesen zweierlei Erscheinungen, erstlich die Verschmelzung mehrerer Stücke zu einem, ein Vorgang, welcher im Cuboideum der Schildkröten, Eidechsen und Crocodile, dann in einem zweiten Stücke der zweiten Reihe bei den Crocodilen gegeben ist, zweitens eine Verbindung von Tarsalien mit Metatarsalien bei Eidechsen und Crocodilen. Wenn wir nun diese beiden Erscheinungen uns fortgesetzt denken, so ergeben sich die Zustände am Tarsus der Vögel. Durch eine Verschmelzung sämtlicher Tarsusstücke der zweiten Reihe kommt für letztere ein einziges quer gelagertes Knorpelstück zu Stande, und indem dieses dann mit dem Metatarsus sich verbindet, erhalten wir dieselben Zustände, wie wir sie bei Vögeln kennen. Es ist leicht einzusehen, dass die Darstellung des unteren Tarsusabschnittes durch ein einziges Stück von dem Verhalten des Metatarsus beherrscht werde, dass also die Verschmelzung der Metatarsalien untereinander auch eine Verbindung der sonst mehr oder minder getrennten Elemente der zweiten Tarsusreihe hervorruft, um so mehr als solche ihre selbständige Bedeutung durch die spätere Verwachsung mit dem Metatarsus verloren haben. Das untere Tarsusstück dürfte also als nicht differenziertes Homologon von mindestens vier Tarsalien der Amphibien und Schildkröten anzusehen sein. Wie die ursprünglichen Zustände dieses zweiten Tarsusabschnittes bei Eidechsen und Crocodilen schon tief verändert sind, indem, um nur Eines nochmals zu erwähnen, bei den Crocodilen ein, drei Metatarsalien entsprechender Abschnitt nur durch eine, einen einzigen Knochenkern bergende Knorpellamelle repräsentirt ist, so ist es keineswegs ein auffallendes Verhalten, wenn bei den Vögeln auch in der Verknöcherung des zweiten Tarsusstückes keine Andeutung einer Selbständigkeit einzelner Abschnitte mehr existirt. Es verknöchert dieses Stück von einem einzigen in der Mitte gelegenen Punkte aus.

*) Anmerkung. In meinen „vergleichend-anatomischen Bemerkungen über das Fuss-skelet der Vögel“ habe ich das obere Tarsusstück in seinen Beziehungen zum Reptilientarsus zwar vollständig erkannt, allein Einzelnes erschien mir weniger deutlich und bestimmt, als es mir nach Gewinnung eines grösseren Ueberblickes später sich darstellen musste.

So sehen wir den Tarsus des Vogelfusses durchgehend aus Reptilienzuständen ableitbar und können ihn durch diese hindurch auf die durch geringe Differenzirung noch einfachen Bildungen des Tarsus der geschwänzten Amphibien zurückführen. Aber auch das übrige Fuss skelet zeigt in mehreren wichtigen Punkten deutliche Anklänge an den Reptilienfuss, speciell den der Eidechsen und Crocodile. Von den fünf Zehen der Reptilien sind bei den Vögeln nur vier vorhanden, von denen drei vollständige, den Tarsus erreichende Metatarsalien besitzen, während eine, die Innenzehe, einen nur in der ersten Anlage vollständigeren, allmählich verkümmern den und schliesslich nur ein kleines Skeletstück darstellenden Metatarsusknochen besitzt. Indem Owen die Spornbildungen bei manchen Gallinaceen als Analoga einer ersten Zehe betrachtete, musste er die Innenzehe als zweite, folglich die äussere als fünfte deuten, so dass einem Theile der Vögel in der That fünf Zehen zukämen. Später nahm Owen, ohne jedoch seine Ansicht von der Bedeutung der Spornbildungen ganz aufzugeben, die entschieden richtigere Auffassung Cuvier's an, welcher zufolge die Innenzehe die erste, die Aussenzehe die vierte ist. Es würde also den Vögeln die fünfte, Aussenzehe, der Reptilien abgehen. Dass dem so ist, wird ersichtlich aus den Zahlenverhältnissen der Zehenglieder, welche genau denen der Eidechsen und Crocodile entsprechen, indem für die erste Zehe zwei, für die zweite drei, für die dritte vier, für die vierte fünf Phalangenstücke bestehen. Würde die vierte Zehe der fünften der Eidechsen entsprechen, so würde die Zahl der Glieder statt fünf nur vier betragen dürfen. Dem Wegfalle der Aussenzehe, der schon bei den Crocodilen durch ein Schwinden der ganzen Zehe bis auf ein unansehnliches Tarsusrudiment angedeutet ist, entsprechen die Längenverhältnisse der Zehen sowohl als der Metatarsalien. Bei den fünfzehigen Eidechsen ist die vierte Zehe bei weitem die längste und von da findet bis zur ersten eine allmähliche, auch am Metatarsus ausgedrückte Verkürzung statt. Bei den Crocodilen geht die Verkümmernng des äusseren Fussrandes noch auf die vierte Zehe über, die, ungeachtet sie noch fünf Glieder besitzt, kürzer ist als die dritte, und so zeigt es sich auch bei den Vögeln, deren fünf gliedrige vierte Zehe von der nur vier gliedrigen dritten überragt wird. So scheint also das Fehlen der fünften Zehe die Verkürzung der vierten zu bewirken um die dritte Zehe als die längste erscheinen zu lassen, da die zweite und erste von vorn herein schon kürzer sind. Bei den Crocodilen geht die äussere Rückbildung sogar noch etwas weiter als bei den Vögeln, denn es ist das dritte Metatarsale kürzer als das zweite und es ist eine Diczunahme vom vierten gegen das erste Metatarsale in höchst auffälligem Grade vorhanden.

Unter den Säugethieren sind die Einrichtungen des Tarsus, sowohl was die Zahl der verwendeten Stücke als deren gegenseitige Beziehung angeht, im Allgemeinen untereinander übereinstimmend. Es ergeben sich die in den unteren Abtheilungen der Wirbelthiere vorhandenen Verhältnisse. Dass weder an Vögel noch von den Reptilien an Eidechsen und Crocodile angeknüpft werden könne, habe ich bereits an bezüglicher Stelle besprochen und ebenso bilden unter den Amphibien die ungeschwänzten eine Abtheilung, welche aus der fortlaufenden Reihe herausgetreten ist, so dass nur geschwänzte Amphibien und Schildkröten noch in Betracht kommen können. Wie die Schildkröten sich bezüglich der Tarsusbildung von jenen Amphibien ableiten lassen, so kann von ihnen auch der Säugethiertarsus abgeleitet werden. Damit die auf diesem Gebiete so häufig auftretenden Missverständnisse hier von vorn herein unmöglich sind, will ich hier ausdrücklich erklären, dass ich mit obigem Ausspruche nicht etwa eine unmittelbare Abstammung der Säugethiere von Schildkröten gemeint wissen will. Will man überhaupt die in den verschiedenen Organisationszuständen liegenden Uebereinstimmungen, das Gemeinschaftliche des Baues, dazu benützen, um darauf Anschauungen über die Abstammung zu begründen, und ich glaube das wird gerechtfertigt sein, so hat man nicht zu übersehen, dass es bei im Uebrigen sich ferner stehenden Abtheilungen sich doch nicht um nähere Verwandtschaft handeln kann. So bin ich auch in diesem Falle nicht der Ansicht, dass unter den Schildkröten Stammformen zu suchen seien, glaube vielmehr, dass wir in ihnen die Ausläufer von Organismenreihen zu erkennen haben, von denen in vielleicht sehr weit zurückliegenden Zuständen, die in die Säugethiere hinüberführenden sich abzweigen. Wie sehr die Tarsusbildung der Säugethiere, ungeachtet der Uebereinstimmung in ihrer Lagerung von jener der Schildkröten abweicht, zeigen uns einmal die bei den Säugethieren viel ausgeprägteren Formen der einzelnen Stücke und die Art der Verbindung der Stücke untereinander und mit dem Unterschenkel. Während bei den Schildkröten (Chelydra) Astragalus und Calcaneus straff mit Tibia und Fibula in Verbindung stehen und die grösste Beweglichkeit des Fusses in einem Intertarsalgelenke stattfindet, hat sich an ersterer Stelle bei den Säugethieren das wichtigste Gelenk, das Sprunggelenk gebildet. Der Calcaneus, durch einen Fersenfortsatz*) von dem

*) Anmerkung. Die Entwicklung des Tuber calcanei bringt eine wichtige Veränderung der Muskelanordnung mit sich. Während die Sehnen der Wadenmuskeln am primitiven Fibulare vorüber zur Planta pedis ziehen, findet mit der Bildung des genannten Fortsatzes eine bald theilweise, bald vollständige Insertion jener Sehnen an letzterem statt, wodurch das ursprüngliche Endstück jener Sehnen, nämlich die Plantaraponeurose, von der Achillessehne abgetrennt wird, das Tuber calcanei kann so in die Endsehne der Wadenmuskeln sesambeinartig eingeschoben gedacht werden.

gleichen Stücke der übrigen Wirbelthiere verschieden, tritt häufig ausser Beziehung zu den Unterschenkelknochen, indem ihn die Fibula nicht mehr erreicht. Aber bei alledem sind doch dieselben Stücke vorhanden, die beiden oberen, ursprünglich aus dreien gebildeten, dann das dem Centrale der Amphibien und Schildkröten entsprechende Naviculare und endlich eine Reihe von Tarsalien, von denen die zwei inneren immer, wie schon bei den Schildkröten, zum Cuboideum untereinander verbunden sind, während die drei anderen immer discret bleiben, wenn sie nicht, wie z. B. bei Bradypus, mit den Metatarsalien verschmelzen. In der Lagerung der Tarsalien der zweiten Reihe ist gegen Amphibien und Schildkröten eine Veränderung eingetreten. Das Naviculare wird nämlich zur Begrenzung des inneren Fussrandes beitragen, sobald das Tarsale¹ nicht mehr an seiner inneren Seite liegt. Eine solche Verschiebung des Tarsale¹ ist bei den Säugethieren vorhanden, indem die drei Keilbeine vor dem Naviculare gelagert sind. Für die specielleren Verhältnisse habe ich nur wenig zu bemerken, da mit der Deutung der einzelnen Stücke des Säugethiertarsus nach den in den übrigen Classen getroffenen Einrichtungen meine Hauptaufgabe beendet ist.

Alle bedeutenderen Modificationen beruhen theils auf veränderten Grösseverhältnissen der einzelnen Stücke, besonderen Gelenkconstructionen, Verschmelzungen mehrerer Theile unter einander und Verkümmern einzelner Stücke, welche letztere mit einer rudimentären Zehenbildung in Verbindung steht. Die vollständigste Tarsusbildung ist bei den Monotremen, Beutelthieren, Edentaten, Nagethieren, Insectivoren, Carnivoren, den fliegenden Säugethieren und Affen gegeben. Es bestehen hier alle auch beim Menschen vorkommenden Stücke. Bei einer Reduction der Zehen, so beim Fehlen der Innenzehe, fehlt das erste Keilbein, oder ist nur als ein kleines Stück vorhanden.

Ein gänzliches Fehlen des Keilbeines findet sich bei Bradypus und dies ist um so auffallender, als ein Rudiment des ersten Tarsale vorhanden ist.

Eine Vermehrung der Tarsuselemente ist bei Nagethieren vorhanden, von Cuvier*) wie von Meckel**) ausführlich beschrieben. Es wird diese Vermehrung aus einer Theilung des Naviculare abgeleitet und aus dem Hinzutreten eines überzähligen Knochens, der am inneren Fussrande dem Cuneiforme¹ angelagert ist. Der aus der Theilung des Naviculare entstehende zweite Knochen liegt gleichfalls am inneren Tarsusrande, hinter dem vorhin erwähnten, ist dem Kopfe des Astragalus seitlich angefügt und stösst überdies noch mit dem eigentlichen Naviculare und auf

*) Leçons. T. I. p. 531.

**) System der vergl. Anat. Bd. II. Abth. 2. S. 457.

eine kurze Strecke mit dem Cuneiforme¹ zusammen. Wenn auch seine Lagerung am Astragalus und seine Verbindung mit dem eigentlichen Naviculare die Ansicht von seiner Entstehung, wie sie die oben genannten Autoren äussern, als sehr wahrscheinlich erscheinen lassen, so halte ich sie doch noch nicht für fest begründet. Das Vorkommen des zweiten Knochens, sowie ähnlicher überzähliger Stücke am Tarsus der Monotremen schliesst die Möglichkeit nicht aus, dass auch das aus einer Theilung des Naviculare entstanden sein sollende Stück ein Accessorium ist. Daran wird wenigstens so lange festgehalten werden dürfen, bis der Nachweis einer Theilung des Naviculare aus der Entwicklung geliefert ist.

Am Tarsus der Ungulata ergeben sich durch Reductionen der Zehen grössere Eigenthümlichkeiten. Bei den Pachydermen bieten die Schweine, dann die Elephanten noch eine vollständige Zahl der Tarsusstücke, indem bei den Schweinen das Cuneiforme¹ noch besteht, obgleich die Innenzehe vollständig mangelt. Auch bei Hyrax ist noch ein Rudiment des ersten Keilbeins vorhanden, beim Tapir und Rhinoceros, bei den Wiederkäuern und Einhufern persistiren dagegen nur zwei Keilbeine, nämlich das zweite und dritte, indess das erste verschwunden ist.

Fasst man die wichtigsten Ergebnisse der mitgetheilten Untersuchungen über den Tarsus zusammen, so lassen sie sich in Folgendem vorführen:

Die Einrichtungen, von denen auszugehen ist, finden sich bei den geschwänzten Amphibien. Der Tarsus besteht aus neun knorpelig bleibenden, flachen, gleichartig untereinander, wie mit Unterschenkel und mit Mittelfuss verbundenen Stücken; an Grösse wenig von einander verschieden sind sie auch in der Form einander ziemlich ähnlich. Sie zeigen keinen Abschnitt ihrer Verbindungen als in der Beweglichkeit besonders bevorzugt. Drei dieser Stücke stossen an die Unterschenkelknochen — Fibulare, Intermedium, Tibiale — ein viertes Stück liegt in der Mitte des Tarsus — Centrale — und wird nach abwärts von fünf anderen Stücken, welche die Metatarsalien tragen, begrenzt. So bei Siredon und Menopoma und wahrscheinlich auch bei Cryptobranchus. Bei dem vierzehigen Menobranchus ist die an den Mittelfuss stossende Reihe auf drei Stücke reducirt, indem die dritte und vierte Zehe ein einziges Tarsale besitzt.

Unter den Salamandrinen bleiben die Tarsusstücke nicht mehr knorpelig, fast alle verkalken und es bildet sich im Innern ein weiter, mit Fettzellen gefüllter Markraum aus. Bei Salamandra sind die einzelnen Stücke wie bei den fünfzehigen Perennibranchiaten und Derotremen vorhanden, aber das erste Tarsale der

unteren Reihe trägt nur während des Larvenzustandes den ersten Metatarsusknochen und ist beim erwachsenen Thiere ausser Beziehung zum Metatarsus. Bei den Tritonen ist ausserdem noch an der Stelle des vierten und fünften Tarsale ein einziger, die beiden letzten Metatarsalien tragender Knochen charakteristisch.

Bei den ungeschwänzten Amphibien ist ein unmittelbarer Uebergang aus der Fussbildung der geschwänzten nicht nachweisbar. Es besteht zwischen beiderlei Abtheilungen eine grosse Lücke, welche die spätere Forschung noch auszufüllen hat. Der Fuss der Anura*) besitzt an der Stelle der drei ersten Stücke nur zwei, sehr in die Länge gezogene, bei vielen oben und unten durch die knorpeligen Epiphysen verbunden. Die beiden Stücke von denen das innere einem Astragalus, das äussere einem Calcaneus verglichen wurde, besitzen die Structur der Röhrenknochen. Dass sie jenen Knochen der Säugethiere nicht vollständig homolog sind, geht daraus hervor, dass zur Annahme, es sei in das eine von ihnen, das dem Naviculare der Säugethiere entsprechende Centrale eingegangen, Grund vorhanden ist. Das Centrale fehlt und von der zweiten Reihe sind die äusseren Stücke verkümmert, meist durch eine dünne Knorpel-, oder Bandlamelle dargestellt, oder mangeln auch vollständig. Drei der inneren Stücke sind in der Regel (Pelobates, Bombinator, Bufo) vorhanden, zwei davon (das zweite und dritte Tarsale) zuweilen untereinander verschmolzen (Rana, Hyla).

Ebenso abweichend als das formelle Verhalten des Tarsus sind die Verbindungen der Tarsusstücke im Vergleiche zu den geschwänzten Amphibien. Sowohl gegen den Unterschenkel, als zwischen der ersten und zweiten Reihe des Tarsus finden sich hoch entwickelte Gelenke, so dass die Beweglichkeit der einzelnen Abschnitte eine viel beträchtlichere als bei den geschwänzten Amphibien ist.

Bei den Reptilien bieten die drei mit Extremitäten versehenen Ordnungen der Eidechsen, Schildkröten und Crocodile unter sich mannichfache Abweichungen. An die Amphibien, und zwar an die ungeschwänzten, schliessen sich nur die Schildkröten enger an. Die einzelnen Stücke des Tarsus, obwohl verknöchert und formell bedeutender individualisirt, sind fast noch wie bei den geschwänzten Amphibien unterscheidbar. Das Tibiale ist aber mit dem Intermedium zu einem einzigen Stücke, einem ächten Astragalus verbunden, der auch noch das Centrale mit aufnimmt und es bald mit deutlich bleibender Grenze, bald ohne Spur der

*) Anmerkung. A. Ecker's: Anatomie des Frosches, ein Handbuch für Physiologen, Aerzte und Studirende, I. Abth. Braunschweig 1864, kam mir erst nach Drucklegung des grösseren Theils dieses Heftes zu, so dass sie weder für Carpus noch für Tarsus citirt werden konnte. In der Darstellung der uns hier interessirenden Skelettheile folgt das Werk den grossentheils durch Dugès eingeführten bisher üblich gewesenen Auffassungen.

ursprünglichen Trennung in sich aufgehen lässt. Da dieser Vorgang unter den Schildkröten eine, seinen einzelnen Stadien entsprechende Reihe erkennen lässt und bei den übrigen Reptilien das Centrale, wie im höchsten Grade der Verschmelzung bei den Schildkröten, verschwunden ist, darf angenommen werden, dass auch bei den ungeschwänzten Amphibien das Fehlen des Centrale durch einen ähnlichen Verschmelzungsprocess zu Stande kam, dass also dieses Stück in dem sogenannten Astragalus gesucht werden muss. Auch das Fibulare verbindet sich bei Schildkröten (*Emys*) mit dem Astragalus und so werden vier ursprünglich getrennte Stücke sogar durch ein einziges repräsentirt. Durch die Aufnahme des Naviculare erhält der Astragalus, oder der einzige die erste Reihe vorstellende Knochen eine gelenkkopfartige Wölbung, um welche sich die übrigen Tarsalien lagern und sich an ihr bewegen. Die Bewegung des Fusses findet bei der festen Verbindung der Unterschenkelknochen mit dem oberen Tarsusabschnitte, vornehmlich in jenem Intertarsalgelenke statt. Von den Tarsalien der zweiten Reihe wird das vierte und fünfte durch ein einziges Stück vorgestellt, es ist grösser als die übrigen, und verbindet sich wie bei Triton mit dem vierten und fünften Metatarsale.

Die Darstellung der oberen Tarsusreihe sammt dem Centrale durch einen einzigen Knochen ist bei den Eidechsen die Regel. Er erscheint auch in der ersten Anlage aus einem continuirlichen Knorpel bestehend. Durch das Auftreten eines Knochenkernes im tibialen Abschnitte und eines anderen, späteren im fibularen Abschnitte dieses Knorpels, erhält sich eine Andeutung vom Eingehen des Fibulare in den Astragalus, mit welchem das Naviculare spurlos vereinigt ist. Die zweite Reihe der Tarsusstücke zeigt immer eine Rückbildung des inneren Abschnittes, nur bei den Ascalaboten ist ein erstes Tarsale noch vorhanden. Bei den übrigen ist das erste und zweite entweder in den Metatarsus aufgegangen, oder zu Bandmasse verkümmert. Das dritte persistirt, häufig sehr innig mit dem dritten Metatarsale verbunden, und für das vierte und fünfte ist wiederum nur ein Stück vorhanden, das jenem der Schildkröten und Tritonen gleich, dem Cuboïdeum der Säugethiere verglichen werden muss. Auch bei den Eidechsen ist das erste grosse Tarsusstück in straffer Verbindung mit Tibia und Fibula, der innere Theil des Fusses bewegt sich ausschliesslich, der äussere grossentheils im Intertarsalgelenk. Die sämmtlichen vorhandenen Tarsusstücke (nach dem Gesagten drei — vier) sind durch mannichfache Reliefverhältnisse charakterisirt.

Bei den Crocodilen bleibt das fibulare Stück selbständig, durch einen nach hinten ragenden Fortsatz bildet es sich zum Calcaneus, das tibiale stellt mit dem Intermedium und dem Naviculare verschmolzen einen einzigen grossen, mit einem vorderen Gelenkkopfe versehenen Knochen dar, den man ebensowenig, wie das entsprechende Stück bei Schildkröten (*Chelonia*) als Astragalus ansprechen darf.

Er entspricht nicht dem Astragalus der Säugethiere, da mit diesem das dem Centrale homologe Naviculare nicht verbunden ist. Jener Knochen des Crocodiltarsus ist fest mit Tibia und einem Theile der Fibula vereinigt, aber der Calcaneus (Fibulare) ist an ihm, wie an der Fibula beweglich, wodurch sowohl gegen Schildkröten als Eidechsen wichtige Unterschiede gegeben sind. Von der zweiten Reihe des Tarsus ist nur das Cuboideum, das vierte Metatarsale und das Rudiment des fünften tragend, vorhanden. Die übrigen Stücke werden durch eine gegen den inneren Fussrand dünn auslaufende Knorpellamelle vorgestellt, welche in ihrem stärkeren Abschnitte verknöchert. Das innere Ende der Knorpellamelle verbindet sich mit der Basis des ersten Metatarsale und dadurch sowohl, als durch die festere Verbindung des zweiten und dritten Metatarsale mit dem Rudimente der zweiten Reihe des Tarsus werden die Beziehungen dieser Reihe zum Metatarsus auch bei den Crocodilen festgehalten.

Bei den Vögeln führt die Differenzirung des Tarsus nur zur Bildung von zwei Hauptstücken; das eine obere entspricht dem bei den Eidechsen und einigen Schildkröten vorhandenen, aus vier primordialen Stücken zusammengesetzten. Es verbindet sich sehr früh mit der Tibia. Das untere Stück, welches nicht mehr in einzelne kleinere Tarsalien sich gliedert, verschmilzt gleichfalls noch während seines knorpeligen Zustandes und zwar mit dem Metatarsus. Diese Beziehung zum Metatarsus ist schon bei den Reptilien vielfach ausgesprochen. Die Bewegung des Fusses gegen den Unterschenkel ist deshalb bei den Vögeln wie bei den Reptilien in ein Intertarsalgelenk gelegt.

Bei den Säugethieren kann der Tarsus aus dem der geschwänzten Amphibien oder dem der Schildkröten abgeleitet werden. Das Fibulare bildet immer einen Calcaneus; Tibiale und Intermedium niemals, selbst nicht in der Anlage gesondert, werden durch einen einzigen Knochen, den Astragalus vorgestellt. Das stets an den inneren Fussrand gerückte Centrale der Amphibien erscheint bei den Säugethieren als Naviculare. Von den fünf typischen Tarsalien der zweiten Reihe bleiben die ersten drei gesonderte Stücke, die drei Keilbeine der Fusswurzel, die beiden anderen werden immer, wie schon bei Schildkröten durch ein einziges Stück vertreten, welches das Cuboideum darstellt. Von dieser bei sämtlichen Unguiculaten bestehenden Anordnung des Tarsus gehen einzelne Modificationen aus, welche durch die gesammte Fussbildung, durch rudimentäre Entwicklung einzelner Zehen bedingt sind und entweder in Verschmelzung einzelner Stücke untereinander, oder in Verkümmerung einzelner Theile der zweiten Reihe des Tarsus bestehen. Auf keine Weise wird aber durch diese Modificationen das Gesamtbild von der Zusammensetzung des Säugethiertarsus beeinträchtigt.

Dritter Abschnitt.

Vergleichung zwischen Carpus und Tarsus.

Die Ausführung der Vergleichung der Zusammensetzung der Hand- und Fusswurzel der Wirbelthiere führt mich zu einer Vergleichung dieser beiden Skelettheile unter sich. Seit Vicq d'Azyr (1774) ist diese Aufgabe Gegenstand vielfacher Arbeiten gewesen, jedoch immer nur in der Weise, dass entweder nur innerhalb einer einzigen Classe, der der Säugethiere, oder gar nur von einer einzigen Species, dem Menschen aus, die Vergleichung geführt worden ist. Nur Owen hat noch die Reptilien, und da nur die Schildkröten, mit in Betracht gezogen. Wie aus meiner Untersuchung hervorgeht, ist das Verhalten des Carpus und Tarsus bei den geschwänzten Amphibien überaus wichtig und lehrreich für das Verständniss der höheren Formen. Nur durch die Untersuchung dieser Abtheilung ist es möglich gewesen die fortlaufende Entwicklungsreihe der Hand- und Fusswurzelzusammensetzung und die mehrfachen Abzweigungen von der ursprünglicheren, einfacheren Anlage her zu verstehen, die einzelnen Bildungen untereinander wirklich zu vergleichen, und genau nachzuweisen, welche Theile einer höheren Ordnung denen einer niederen entsprechen. Es scheint mir, dass erst nach der Durchführung einer Vergleichung des Carpus oder des Tarsus diese beiden unter sich vergleichend behandelt werden können und ich glaube, dass das Abweichende meiner Ansichten von früheren Darstellungen darin seinen Grund findet.

Dass mit der Vergleichung des Carpus und Tarsus auch die übrigen Skelettheile der Extremitäten in Betracht gezogen werden müssen, ist wohl unerlässlich, obgleich ich nicht der Meinung bin, dass dabei die mannichfaltigen Fortsatzbildungen, Leisten und Articulationen, wie sonstigen Verbindungen der einzelnen Stücke unter einander Ausschlag gebend seien. Es sind das nicht bloss nach den einzelnen Classen, sondern auch innerhalb derselben, nach den einzelnen Ordnungen, Familien, ja bis auf die Gattungen herab wechselnde oder doch schwankende Zustände, welche

von der Verwendung der Extremitäten und damit wieder vom Muskelapparate abhängig sind, und zu den mit der Umwandlung der Formen erworbenen Zuständen gehören.

Ueber all' Diesem stehen die Grundeinrichtungen, wie sie in der embryonalen Anlage am einfachsten offenbar werden und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Theile untereinander viel leichter und durchsichtiger darstellen, als wenn mit der fortgeschrittenen Differenzirung Complicationen der Formen der Skelettheile durch Apophysenbildungen etc. aufgetreten sind. So wichtig es ist, für die Aufstellung von Unterschieden der einzelnen Lebensformen und ihrer Einrichtung, die ausgebildeten, fertigen Zustände der Organisation zu Untersuchungsobjecten zu nehmen, ebenso nothwendig ist es beim Aufsuchen der inneren Verbindungen, der verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Organismen, also bei einem, dem anderen, analytischen, als synthetisch gegenüberstehenden Verfahren die embryonalen Verhältnisse in's Auge zu fassen. Es erhellt dann der morphologische Werth der an den einzelnen Skelettheilen vorhandenen speciellen Bildungen und es sondert sich das Ursprünglichere, Angeborne vom Secundären, Erworbenen ab.

Während die Uebereinstimmung der grösseren Abschnitte des Extremitätenskeletes einem Jeden verständlich ist, erheben sich bei der Vergleichung der einzelnen Stücke in jenen Abschnitten sofort Schwierigkeiten, wie schon aus der Verschiedenheit der Ansichten jener Forscher, die solche Vergleichen versucht haben, hervorgeht. Die Uebereinstimmung, die hinsichtlich des dem ersten Abschnitte beider Extremitäten zu Grunde liegenden Skelettheiles herrscht, löst sich für die Theile des Vorderarmes und Unterschenkels mit der individuellern Ausprägung der Knochenstücke. Vicq d'Azyr*) hat die schon bei Aristoteles sich findende Ansicht ausgeführt, dass der Vorderarm der einen Körperhälfte, dem Unterschenkel der andern Seite analog sei, welche zum Theil von Cuvier adoptirte Ansicht durch Flourens**) ihre gründliche Widerlegung fand. Eine Anzahl von Anatomen wie Meckel***) und Cruveilhier†), verglichen die Tibia mit der Ulna, indem sie wenigstens den oberen Theil der Tibia mit der Patella dem oberen Theile der Ulna sammt dem Olecranon für gleich erachten. Darnach würde also der Radius der Fibula entsprechend sein. Owen††) dagegen sieht Tibia und Radius, Fibula

*) Oeuvres de Vicq d'Azyr, publiés par Moreau. T. IV. pag. 313.

**) Annales des. Sc. nat. T. X. 1838. p. 35.

***) Handb. d. menschl. Anatomie Bd. II. 1816. S. 263.

†) Anatomie descriptive T. I. 1843. pag. 315.

††) On the Archetype. p. 167.

und Ulna für homotype Skeletstücke an, denn am Skelete von *Phascalomys* zeigt sich die Fibula mit einem dem Olecranon homologen Sesambeine versehen. Bei *Ornithorhynchus* dagegen tritt der dem Olecranon zu vergleichende Theil als Fortsatz der Fibula auf. So kann also das dem Olecranon homologe Stück, wie dieses selbst an der vorderen Extremität (Ulna), bald frei, bald mit der Fibula verbunden vorkommen.

Ch. Martins*), der die ausführlichsten Untersuchungen über diesen Gegenstand gemacht hat, spricht sich dafür aus, dass der obere Theil der Tibia beim Menschen und den meisten Säugethieren durch Verschmelzung eines dem oberen Stücke der Ulna entsprechenden Theiles der Fibula gebildet sei, wobei er die Tibia als dem Radius analog ansieht.

Die Anatomen, welche die Tibia als Repräsentant des Radius allein betrachteten, sollen in die Schwierigkeit gerathen, die offenbare Analogie zwischen Patella und Olecranon zu erklären. Die Annahme jener Verschmelzung dagegen, in Folge deren das obere Drittheil der Tibia einen cubitalen Charakter annehme, löse alle Schwierigkeit und stelle die Uebereinstimmung des Olecranon mit der Patella her. So scharfsinnig auch die von Martins aufgeführten Gründe scheinen und so verdienstvoll der in jener selben Arbeit gegebene Nachweis einer Spiraldrehung des Humerus bei Säugethieren, Vögeln und Reptilien ist, so wenig glücklich kann jene Vergleichung genannt werden, da sie jeder thatsächlichen Unterlage entbehrt, indem die Tibia bei keinem Thiere einen Theil der Fibula aufnimmt, aus dem die Patella hervorginge. Der Grund jenes Irrthums beruht offenbar auf einer Verwechselung von Analogie und Homologie, auf Verwechselung von einander ähnlichen, aus gleichartigen, speciellen Zwecken entsprechenden Zuständen hervorgegangenen Einrichtungen, die überall, wo gleiche Voraussetzungen gegeben sind, sich treffen können, mit den aus niederen Zuständen heraufgekommenen und deshalb typisch zu nennenden, allgemeinen Organisationen. Es ist derselbe Fehler, der oft begangen wurde, indem man, das Uebereinstimmende gewisser Organisationen mehr fühlend als verstehend, auf das meist nur im Allgemeinen Gemeinsame hin, sofort eine Durchführung der Vergleichung ganz specieller Einrichtungen unternommen hatte.

Vergleicht man das Vorderarmskelet mit dem des Unterschenkels bei Embryen höherer Thiere, so ergibt sich, dass nur der Radius der Tibia entsprechen

*) Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques chez l'homme et chez les Mammifères déduite de la torsion de l'humérus. Mém. de l'Acad. des Sc. et lettres de Montpellier N. Sér. T. III. 1857. p. 471—542.

kann. Beide sind in gleichen Lagerungsbeziehungen und entbehren noch der später sie trennenden Eigenthümlichkeiten, ebenso wie solche der Ulna und Fibula abgehen. Eine Vergleichung dieser Theile bei den Amphibien begründet noch mehr diese Auffassung und wenn wir von den Amphibien aus Radius und Tibia, Ulna und Fibula in die gleichen Stücke der Säugethiere fortverfolgen können, so ist klar, dass, wenn sie bei den Amphibien homologe Theile sind, sie es auch in den höheren Classen sein müssen, da sie daselbst doch nur aus einer Umwandlung der niederen Zustände hervorgegangen gedacht werden können. Die vergleichende Anatomie hilft daher leicht und sicher über jene Schwierigkeiten hinweg, welche aus der planlosen Vergleichung beliebiger, einander bloss ähnlicher Verhältnisse der Organisation hervorgehen, und es zeigt sich in diesem Falle wieder recht klar die grosse Werthverschiedenheit in beiderlei Verfahren. Wie jeder der beiden genannten Knochen bei den höheren Wirbelthieren im Laufe individueller Entwicklung eine Reihe von Veränderungen erleidet, sich von dem ursprünglichen Zustande, den er während der Anlage besass, weiter und weiter entfernt, so durchläuft er von den niederen Wirbelthierorganismen (die mit Beziehung auf die Fortsetzung in höhere Formen zunächst die geschwänzten Amphibien sind) bis zu den höchsten gleichfalls eine Reihe von Wandelungen, so dass auch hier die beiden Endpuncte einander höchst unähnlich sind. Es scheinen dann verschiedene Theile vorzuliegen, die bei dem Mangel der Uebergangsformen mit einander nur schwer zu verknüpfen sind. Die Umwandlungen bilden sich mit Coaptation der anatomischen Unterlagen an die an sie gestellten functionellen Anforderungen, die in relativ verschiedener Grösseentwicklung, differenten Gelenkbildungen und Apophysenbildungen ausgedrückt sind. Eine solche und noch zur Gelenkbildung mit verwendete Apophyse ist das Olecranon, welches zu keiner Zeit als selbständiges Skeletstück auftritt und bei Amphibien wie Reptilien schon in der Bildung getroffen wird, die freilich von der der Säugethiere noch weit entfernt sich zeigt. Man sieht hier z. B. bei Amphibien, mehr noch bei Crocodilen den ersten Ansatz der Bildung des Olecranon, die sich nur in der einmal eingeschlagenen Richtung weiter zu entwickeln braucht, um in die Verhältnisse der Säugethiere überzugehen. Da wiederum die Patella niemals ein mit der Tibia verbundenes Stück vorstellt, welches etwa nur von diesem Knochen sich ablöste, so kann sie, wie es von Flourens zuerst ausführlich dargethan ward, nur als ein in die Sehne des Extensor cruris eingeschaltetes Sesambein betrachtet werden, dessen beständiges Vorkommen bei Säugethieren ebenso wie die specifischen Formverhältnisse dieses Stückes, nichts Anderes darthut, als dass ein ursprünglich fehlendes, erst in der obersten Classe beständig werdendes Skeletstück den Anschein einer typischen Einrichtung sich geben kann. Die Patella ist aber dadurch noch kein abgelöstes Olecranon, so wenig das Olecranon eine

mit der Ulna verbundene Patella ist. Zum Begriffe der Patella gehört eben die Sesambein-Natur ebensosehr, als der Begriff des Olecranon die Apophysen-Beziehung zur Ulna verlangt. Ebenso ist aber auch die Brachial-Patella der Fledermäuse und einiger Vögel kein freies Olecranon, denn sie stimmt damit nur physiologisch überein, und ist niemals eine Apophyse der Ulna, und dasselbe gilt von der Fibular-Patella des Wombat oder dem Fibular-Olecranon von Ornithorhynchus, die wiederum als besondere Sesambein- und Apophysenbildungen sich ergeben.

Wenn auch ursprünglich beiderlei Extremitäten in der gleichartigeren Bildung gleiche Bestimmung verrathen, so geht allmählich mit der verschiedengradigen Differenzirung und der verschiedenartigen Verwendung der Theile zu bestimmten aber heterogenen Zwecken die Gleichartigkeit zu Verluste, und dies ist um so mehr der Fall je höher der Grad der Verschiedenheit ist, welche die Theile in ihren physiologischen Verhältnissen aufweisen. Bei den Säugethieren z. B., wo vordere und hintere Extremitäten gleichen Zwecken dienen, verhalten sich die Knochen mehr gleichartig, während immer da, wo, wie z. B. bei den Vögeln, den beiderlei Extremitäten ganz verschiedene Rollen zugetheilt sind, die Gleichartigkeit aufgegeben ist. So sind also die Beurtheilungen der morphologischen Seite der Organisationen in einer Berücksichtigung ihrer physiologischen Beziehungen vorzunehmen.

Dieselben Verhältnisse gelten auch für den übrigen Theil der Extremität, den Carpus, Tarsus, Metacarpus, Metatarsus und die Phalangenreihen der Finger und Zehen.

Für die Vergleichung des Carpus und Tarsus hat schon Vicq d'Azyr ausführliche Mittheilungen gegeben, die ich in Folgendem hier anführe, obgleich nur die Stücke der zweiten Reihe nach Owen's*) und auch nach meiner Auffassung richtig gedeutet sind.

Carpus.	Tarsus.
Semilunare mit dem Kopfe des Capitatum	= Astragalus.
Pyramidale (triquetrum) mit Pisiforme	= Calcaneus.
Scaphoïdeum	= Scaphoïdeum (Naviculare)
Multangulum majus (trapezium)	= Cuneiforme I.
Multangulum minus (trapezoides)	= Cuneiforme II.
Capitatum (os magnum) ohne den Kopf	= Cuneiforme III.
Hamatum (cuneiforme)	= Cuboïdeum.

*) On the Archetype. p. 167. 190.

Diese vorzugsweise auf die Verhältnisse des menschlichen Carpus und Tarsus gegründete Vergleichung musste wohl Veränderungen erleiden, sobald eine grössere Reihe von Thieren in Betracht gezogen ward. Obgleich Owen noch die Chelonier, ausserdem noch verschiedene Säugethiere für die vergleichende Untersuchung der Hand- und Fusswurzel herbeizog, ergaben sich doch nur unwesentliche Modificationen für die Knochen der ersten Reihe, und Owen's Vergleichung stimmt mit der von Vicq d'Azyr bis auf den einzigen Umstand, dass dieser noch den Kopf des Capitatum dem Semilunare zur Aequivalenz mit dem Astragalus für nöthig erachtete, so dass also das Capitatum ohne den Kopf dem Cuneiforme III. tarsi entsprechen sollte.

Während für die von Vicq d'Azyr zuerst aufgestellte und von Owen vollständig angenommene Vergleichung der Stücke der zweiten Reihe, die im Ganzen die einfachsten Verhältnisse bieten, Nichts eingewendet werden kann, vermag ich den für die übrigen Theile angeführten Anschauungen nicht beizustimmen*). Da sich mir bei den Amphibien für Carpus und Tarsus ganz übereinstimmende Verhältnisse darboten, so kann, die Richtigkeit der von mir ausgeführten Vergleichung des Amphibiencarpus mit dem der übrigen höheren Wirbelthiere und die gleiche Voraussetzung auch für den Tarsus angenommen, eine Vergleichung zwischen Carpus und Tarsus bei den Amphibien am leichtesten sicheren Aufschluss bieten.

An Radius schliesst sich das Radiale an, an Ulna das Ulnare, zwischen beiden liegt das Intermedium. Am Tarsus findet sich an der Tibia das Tibiale, an der Fibula das Fibulare und zwischen beiden wieder ein Intermedium. Wenn der Radius der Tibia homolog ist, so wird das Radiale dem Tibiale, das Ulnare dem Fibulare, und das Intermedium carpi dem Intermedium tarsi homolog sein. Da aber das Radiale der Amphibien in das Scaphoideum carpi der Säugethiere übergeht, das Intermedium carpi in's Lunatum und das Ulnare in's Triquetrum, da

*) Ausser Vicq d'Azyr haben noch Blainville und Blandin besondere Deutungen der Carpus- und Tarsusstücke gegeben, die von den fast allgemein angenommenen des erstgenannten Forschers sehr abweichend sind, die ich aber nur aus einem ausführlichen Citate in der Arbeit von Ch. Martins (loc. cit. p. 510) kenne. Blainville vergleicht ohne Angabe näherer Gründe das Scaphoideum des Carpus mit dem Astragalus, und das Lunatum sammt dem Pisiforme mit dem Calcaneus. Blandin lässt nicht minder bizarr das Semilunare und Scaphoideum carpi dem Scaphoideum tarsi entsprechen, das Pyramidale (triquetrum) aber dem Astragalus, da nach seiner Meinung die Tibia der Ulna entspricht. Ich glaube nicht, dass es nöthig ist, auf eine Kritik dieser Meinungen einzugehen. — Eine neuere Arbeit von Foltz: Homologie des membres pelviens et thoraciques de l'homme, habe ich mir nicht zugänglich machen können.

ferner das Tibiale mit dem Intermedium tarsi zum Astragalus der Säugethiere wird, so entsprechen dem letzteren im Carpus zwei Knochenstücke, nämlich das Scaphoideum und Lunatum, und ebenso wird der Calcaneus dem Triquetrum homolog sein.

Die drei primordialen Stücke der ersten Reihe umgeben von oben her das Centrale, welches von unten von den Stücken der zweiten Reihe umschlossen wird. Wenn nun Centrale carpi und tarsi homolog sind, so wird das aus dem Centrale der Amphibien hervorgegangene inmitten des Carpus bei Nagethieren und Affen sich findende Stück, welches kein bloß vom Scaphoideum abgelöstes Stück ist, wie Owen glaubte, dem Naviculare des Tarsus entsprechen müssen.

Was das Pisiforme angeht, so ist bereits oben ausführlich erklärt worden, dass wir in ihm kein typisches Carpusstück, sondern nur ein accessorisches zu suchen haben, so dass es nicht befremdend ist, wenn es im Tarsus des Homologen entbehrt. Dass es demgemäss nicht mit dem Calcaneus in Zusammenhang gebracht werden kann, wie nach Vicq d'Azyr noch Owen wollte, indem er es als das Tuber calcanei („fulcral part of Calcaneum“) repräsentirend betrachtet, ist nicht weiter nothwendig zu begründen, um so mehr als das schon aus dem niemals in jener Weise aus zwei wirklich gesonderten Stücken bestehenden Calcaneus hervorgeht, und man bei den Reptilien (Crocodilen) schon die erste Entwicklung eines Fersenbeinfortsatzes beobachtet.

In folgender Uebersicht gebe ich die Vergleichung der Theile des Carpus und Tarsus, wie sie sich als Resultat meiner Untersuchungen herausstellt.

Carpus				Tarsus			
in primitiver Form		in umgebildeter Form		in primitiver Form		in umgebildeter Form	
Radiale	=	Scaphoideum (Naviculare)		Tibiale		}	= Astragalus.
Intermedium	=	Lunatum (Semilunare)		Intermedium			
Ulnare	=	Triquetrum (Pyramidale)		Fibulare			= Calcaneus.
Centrale	=	Centrale (bei Nagern, Insectivoren u. Affen)		Centrale			= Naviculare. (Scaphoideum)
Carpale ¹	=	Multangulum majus (Trapezium)		Tarsale ¹			= Cuneiforme I.
Carpale ²	=	Multangulum minus (Trapezoïdes)		Tarsale ²			= Cuneiforme II.
Carpale ³	=	Capitulum (Os magnum)		Tarsale ³			= Cuneiforme III.
Carpale ⁴	}	Hamatum (Uncinatum)		{ Tarsale ⁴ }		}	= Cuboideum.
Carpale ⁵							

Die Uebereinstimmung, welche beiderlei Extremitäten in ihren niederen Zuständen aufweisen, geht somit auch für die schwieriger mit einander vergleichbaren Abschnitte der Hand- und Fusswurzel in den höheren Ausbildungsstufen nicht ver-

loren, und es kann die Homologie der einzelnen Stücke überall da nachgewiesen werden, wo nicht eine selbst in der Anlage schon ausgedrückte Rückbildung einzelne Theile des Carpus oder Tarsus zu einem Aufgeben der Selbständigkeit oder zu gänzlichem Verschwinden führt. Durch die letzteren Erscheinungen entstehen eigenthümliche, für grössere wie für kleinere Wirbelthierabtheilungen charakteristische Zustände, die an beiderlei Extremitäten da mehr oder minder gleichartig sind, wo die Extremitäten gleichen Zwecken dienen, ungleichartig, wo die Beziehungen der Extremitäten zum Organismus verschiedenartig erscheinen, welche Zustände aber sämmtlich aus einer einfacheren, bei den Amphibien gegebenen, oder jedenfalls da zuerst deutlicher erkennbaren, an Vorder- und Hinterextremität gleichen Form der Bildung hervorgehen.

Das ist in der That kein typisches, sondern ein funktionelles Merkmal, welches sich bei der Vergleichung der Extremitäten der verschiedenen Thierklassen nachweisen lässt. Es ist ein Merkmal, welches sich bei der Vergleichung der Extremitäten der verschiedenen Thierklassen nachweisen lässt. Es ist ein Merkmal, welches sich bei der Vergleichung der Extremitäten der verschiedenen Thierklassen nachweisen lässt.

In folgender Tabelle gebe ich die Vergleichung der Theile des Carpus und Tarsus wie sie sich als Resultat meiner Untersuchungen herausstellt.

Tarsus		Carpus	
Metatarsale I	=	Metacarpale I	=
Metatarsale II	=	Metacarpale II	=
Metatarsale III	=	Metacarpale III	=
Metatarsale IV	=	Metacarpale IV	=
Metatarsale V	=	Metacarpale V	=
Metatarsale VI	=	Metacarpale VI	=
Metatarsale VII	=	Metacarpale VII	=
Metatarsale VIII	=	Metacarpale VIII	=
Metatarsale IX	=	Metacarpale IX	=
Metatarsale X	=	Metacarpale X	=

Die Vergleichung zeigt, dass die Metatarsale der Hinterextremität mit den Metacarpale der Vorderextremität homolog sind. Die Metatarsale der Vorderextremität sind dagegen mit den Metacarpale der Hinterextremität homolog.

Erklärung der Abbildungen.

Erste Tafel.

Carpus der Amphibien.

- Fig. 1. Vorderarm und Hand einer neugeborenen Larve von *Salamandra maculosa*.
 Fig. 2. Carpus einer erwachsenen *Salamandra maculosa*.
 Fig. 3. „ von *Siredon*.
 Fig. 4. „ „ *Menobanchus*.
 Fig. 5. „ „ *Proteus*.
 Fig. 6. „ „ *Menopoma*.
 Fig. 7. „ der Larve von *Triton punctatus*.
 Fig. 8. „ von *Bombinator* (junges Individuum).
 Fig. 9. „ „ *Rana temporaria* (junges Individuum, Carpusstücke noch vollkommen knorpelig).
 Fig. 10. „ „ *Phrynosoma cruciger*.
 Fig. 11. „ „ *Bufo vulgaris*. (Nach dem trockenen Skelete eines sehr grossen Exemplares).

Für sämtliche Figuren gültige Bezeichnung:

- R* Radius.
U Ulna.
u Ulnare, *ui* Intermedio-ulnare.
i Intermedium.
r Radiale.
c Centrale.
 1 erstes
 2 zweites
 3 drittes
 4 viertes
 5 fünftes
 I, II, III, IV, V, Metacarpalia.

Zweite Tafel.

Carpus der Schildkröten und Eidechsen.

- Fig. 1. Hand von *Chelydra serpentina*.
 Fig. 2. Carpus von *Chelonia cabuana*.
 Fig. 3. „ „ *Emys europaea*.

- Fig. 4. Carpus von *Lacerta agilis*.
 Fig. 5. „ „ *Lygosoma*.
 Fig. 6. „ „ *Draco viridis*.
 Fig. 7. „ „ *Zonurus griseus*.
 Fig. 8. „ „ *Seps chalcides*.
 Fig. 9. „ „ *Iguana*.
 Fig. 10. „ „ *Phyllodactylus Lesueri*.
 Fig. 11. „ „ *Platydictylus*.

Für sämtliche Figuren gültige Bezeichnung:

- R* Radius.
U Ulna.
r Radiale.
i Intermedium.
u Ulnare.
c Centrale.
 1 erstes
 2 zweites
 3 drittes
 4 viertes
 5 fünftes } Carpale der zweiten Reihe.
s Sesambein. (Accessorium).
 I, II, III, IV, V Metacarpalia.

Dritte Tafel.

Carpus der Crocodile, Vögel und Säugethiere.

- Fig. 1. A. Rechte Hand von *Alligator lucius* (natürliche Grösse).
 Fig. 1. B. Durchschnitt durch den Carpus derselben (Schema).
 Fig. 2. Rechte Hand mit Vorderarm von *Crocodilus niloticus*.

Bezeichnung für beide Figuren:

- U* Ulna.
R Radius.
u Ulnare.
r Radiale.
s Accessorium (Pisiforme).
c Centrale.
x Carpale der zweiten Reihe (*c* 1. 2).
ca Carpale der zweiten Reihe (*c* 3. 4. 5).
 I, II, III, IV, V Metacarpalia.
 1, 2, 3, 4 Fingerglieder.

- Fig. 3. Schema des Handskelets eines Vogels. (Nach einem Hühnerembryo). Bezeichnung wie vorhin.
 Fig. 4. Carpus eines Fötus von *Lepus cuniculus*. Durchschnitt.
 Fig. 5. „ von *Hydrochoerus capybara*. Nat. Gr.
 Fig. 6. „ „ *Talpa europaea*.
 Fig. 7. „ eines Fötus von *Rhinolophus*.

Bezeichnung für Figg. 4—7.

- R* Radius.
U Ulna.
r Scaphoideum.

Fünfte Tafel.**Tarsus der Reptilien.**

- Fig. 1. *Chelydra serpentina* von der Plantarfläche gesehen.
 Fig. 2. *Chelonia cabuana*.
 Fig. 3. *Emys europaea*.
 Fig. 4. *Lacerta muralis*, juv.
 Fig. 5. „ *agilis*. Flächenschnitt.
 Fig. 6. *Iguana*, juv. Flächenschnitt. Im grossen Tarsusstücke, welches die erste Reihe vorstellt sind 2 Ossificationen eine kleine dem Fibulare entsprechende, und eine grössere dem Astragalo-Scaphoideum entsprechende zu bemerken.
 Fig. 7. *Phyllodactylus Lesueri*.
 Fig. 8. *Hemidactylus*, juv. Tarsus zum grössten Theile noch knorpelig, nur im grossen oberen Stücke zwei Ossificationskerne.
 Fig. 9. *Alligator lucius*.

Für alle Figuren gültige Bezeichnung:

- T* Tibia.
F Fibula.
f Fibulare (Calcaneus).
A Astragalus (Intermedio-tibiale).
c Centrale (Scaphoideum).
C Cuboideum (Tarsale 4 u. 5 der zweiten Reihe).
 1 erstes
 2 zweites
 3 drittes } Tarsale (Cuneiforme) der zweiten Reihe.
 I, II, III, IV, V Metatarsalia.
P Phalangenstück.

Sechste Tafel.**Fussskelet der Vögel.**

- Fig. 1. Rechte hintere Extremität eines Hühnchen vom 5. Brütstage. Die Knorpel der Ober- und Unterschenkelknochen sind angelegt. Tarsus noch nicht deutlich unterscheidbar; vom Metatarsus erst zwei Stücke erkennbar. Noch keine Phalangen.
 Fig. 2. Rechte hintere Extremität eines Hühnchen vom 7. Brütstage. Femur, Tibia und Fibula deutlich. An den Knorpelanlagen der beiden erstgenannten Knochen sind ringförmige Ossificationen aufgetreten. Der Tarsus lässt eine obere und eine untere Abtheilung erkennen. Drei Metatarsalia. Von den Phalangen ist die erste Reihe deutlich. (Die Anlage der Innenzehe ist nicht gut wiedergegeben.)
 Fig. 3. Rechte hintere Extremität eines Hühnchen vom 9. Brütstage. Vom Femur nur das untere Ende dargestellt. Fibula reicht noch bis zum Tarsus. Oberes und unteres Tarsusstück vollständig differenzirt. Alle vier Metatarsalia angelegt. Phalangenstücke der Zehen noch unvollständig.
 Fig. 4. Frontaler Durchschnitt durch das Tarso-tibiale und Tarso-metatarsale eines jungen Huhnes. Tibia und Metatarsus knöchern. Tarsus knorpelig, im obern Stücke zwei Knochenkerne, im unteren einer. Natürliche Grösse.

Fig. 5. Unteres Ende des Tarso-tibiale und Tarso-metatarsale einer jungen Taube. Linke Extremität. Ansicht von vorn. 1. Halteband für die Sehne der Extensoren. I. II. III. IV. Metatarsalia. Doppelte Grösse.

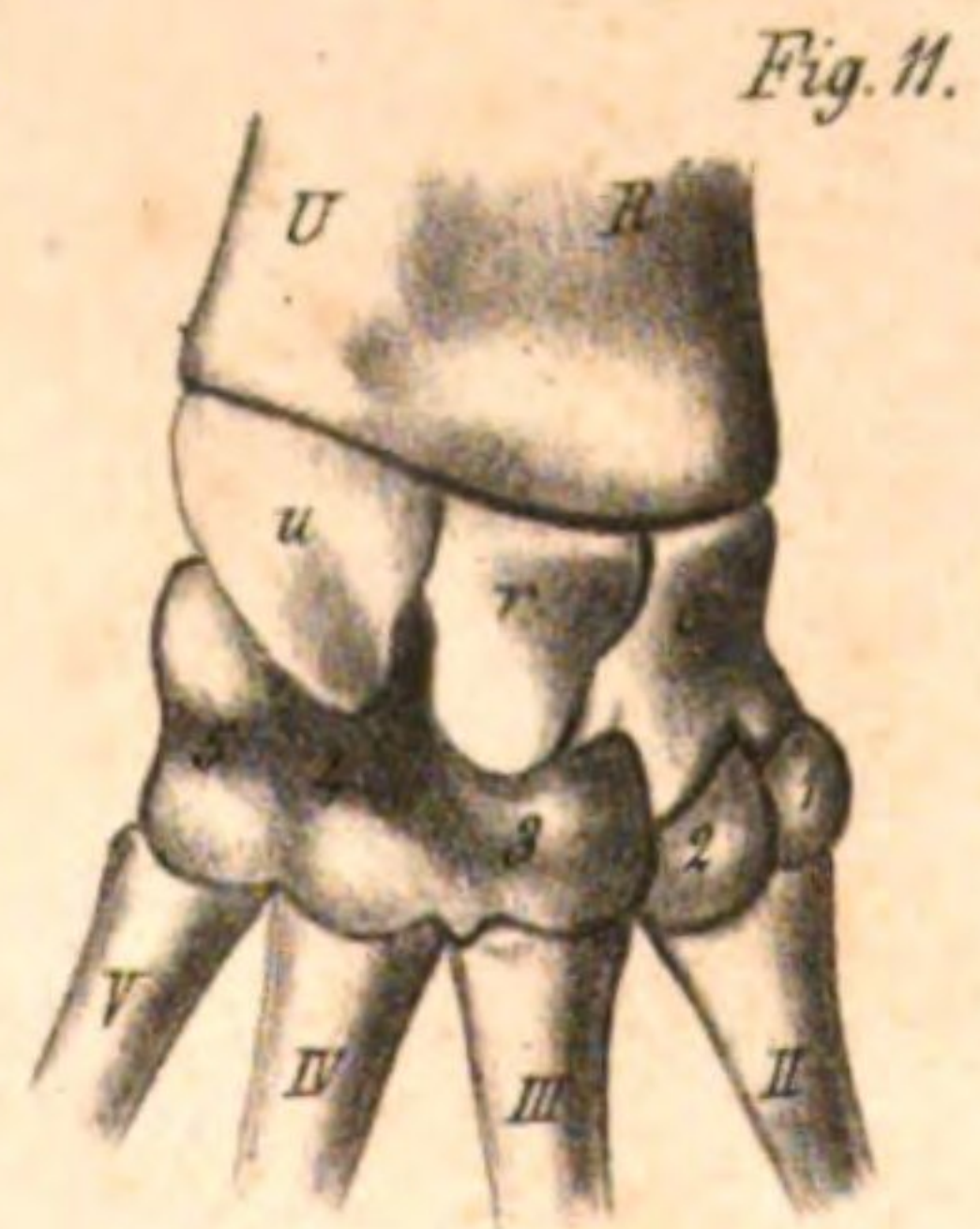
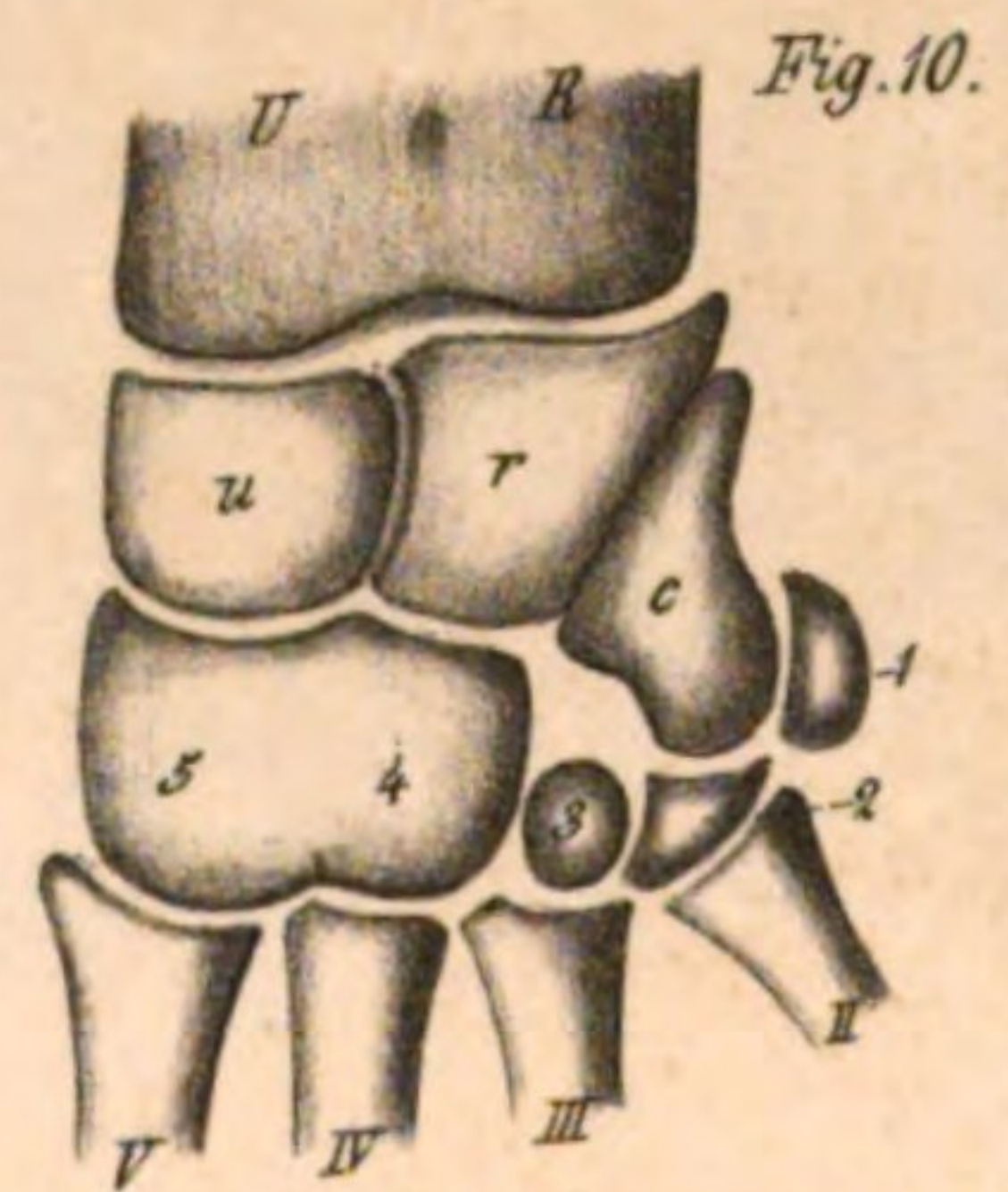
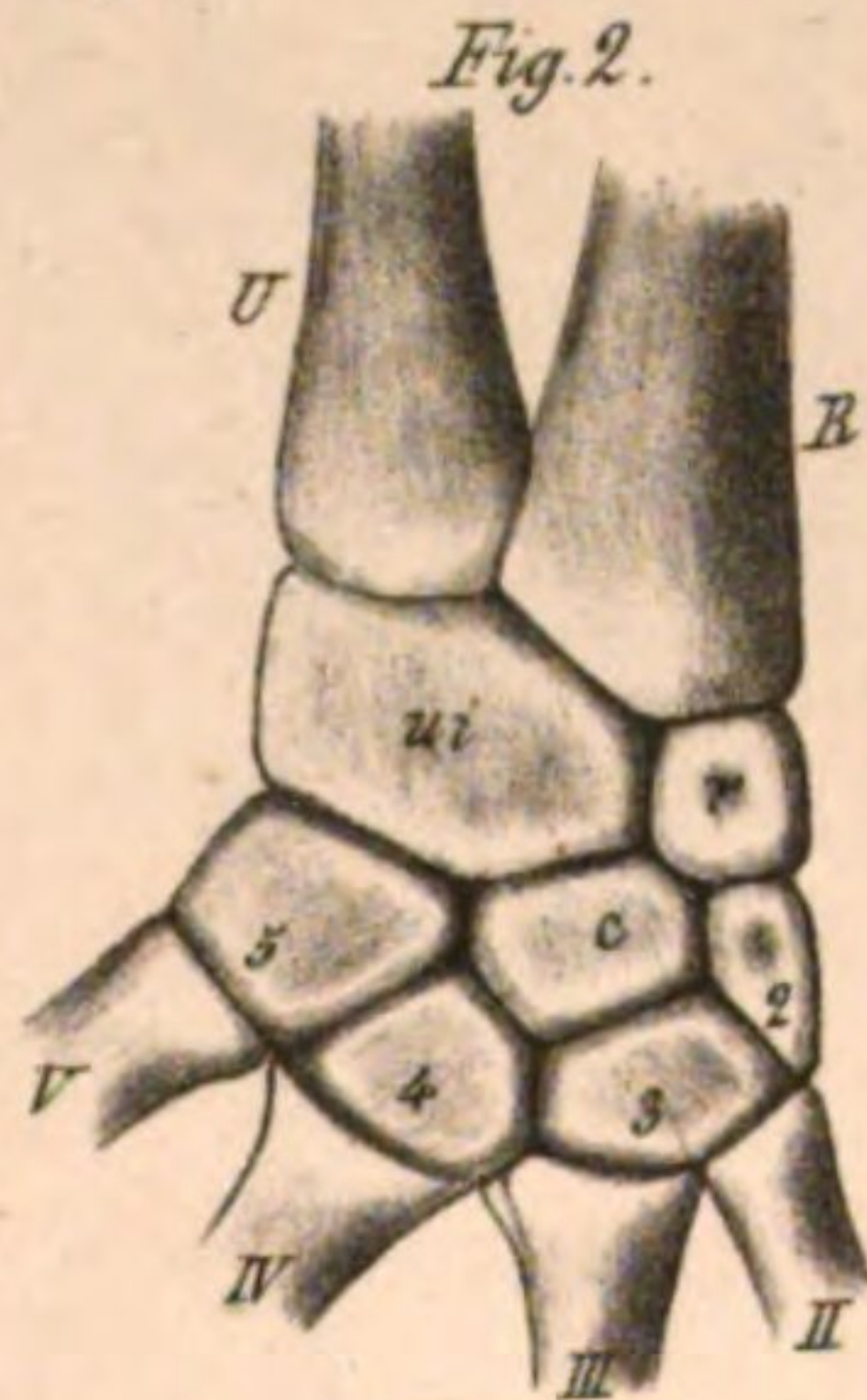
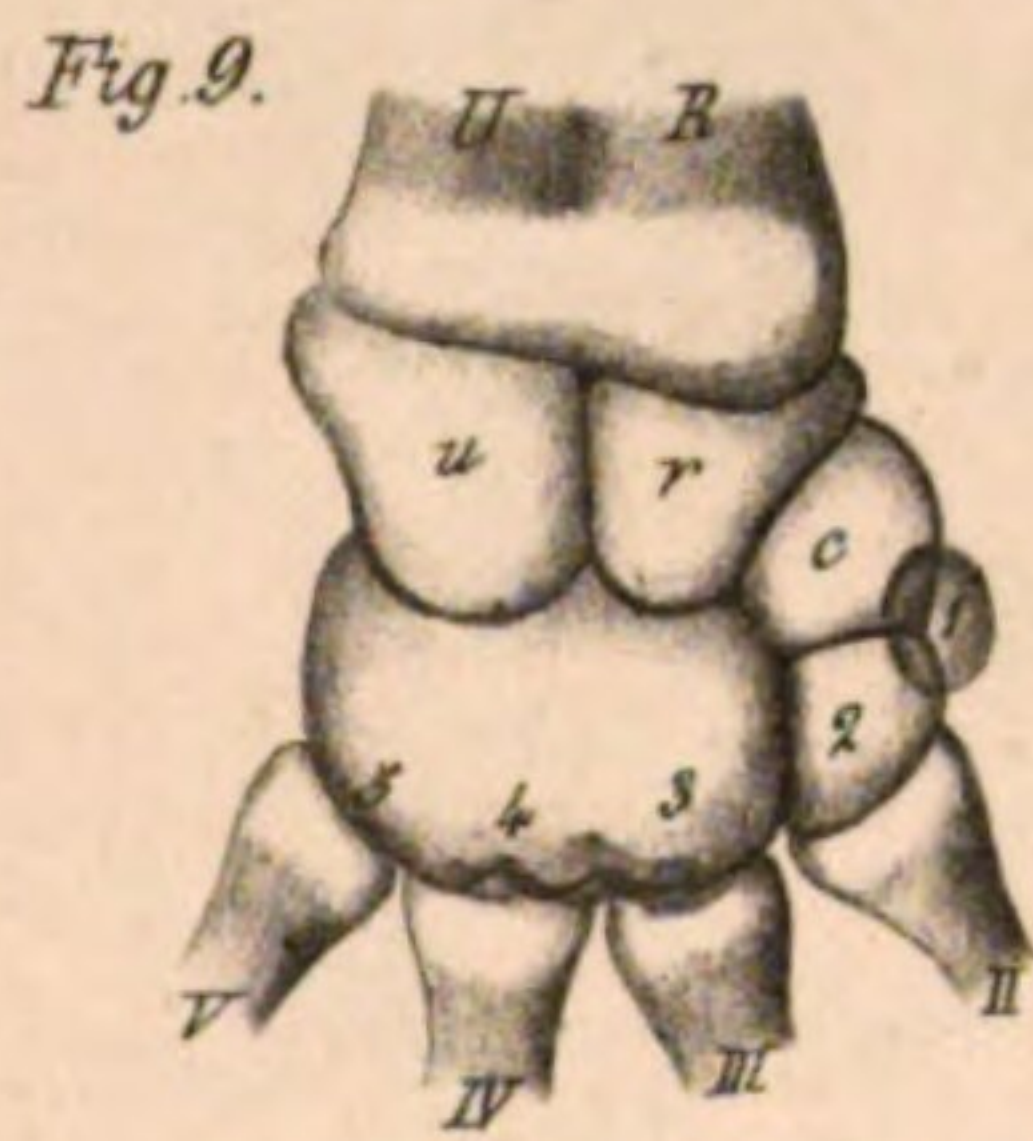
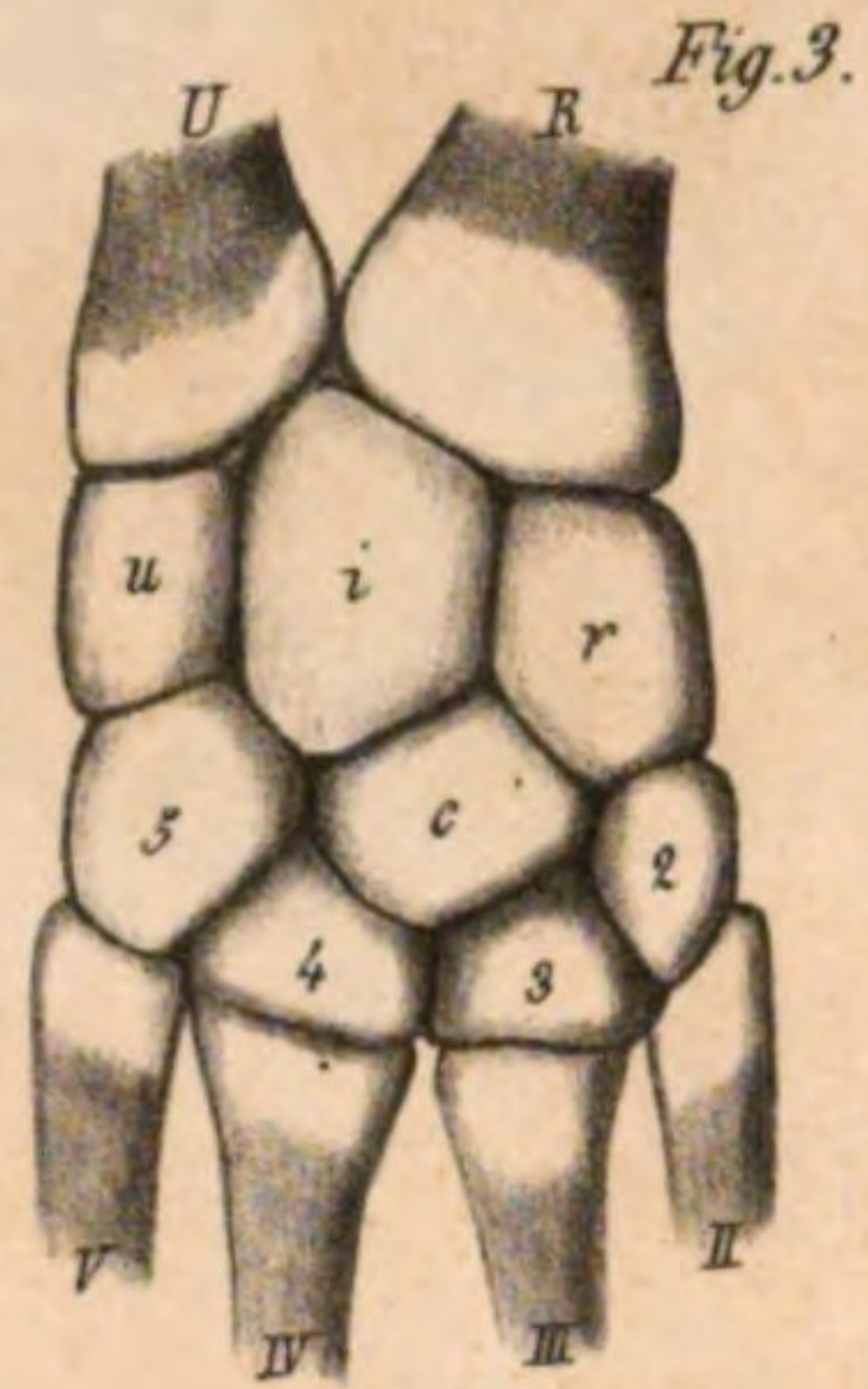
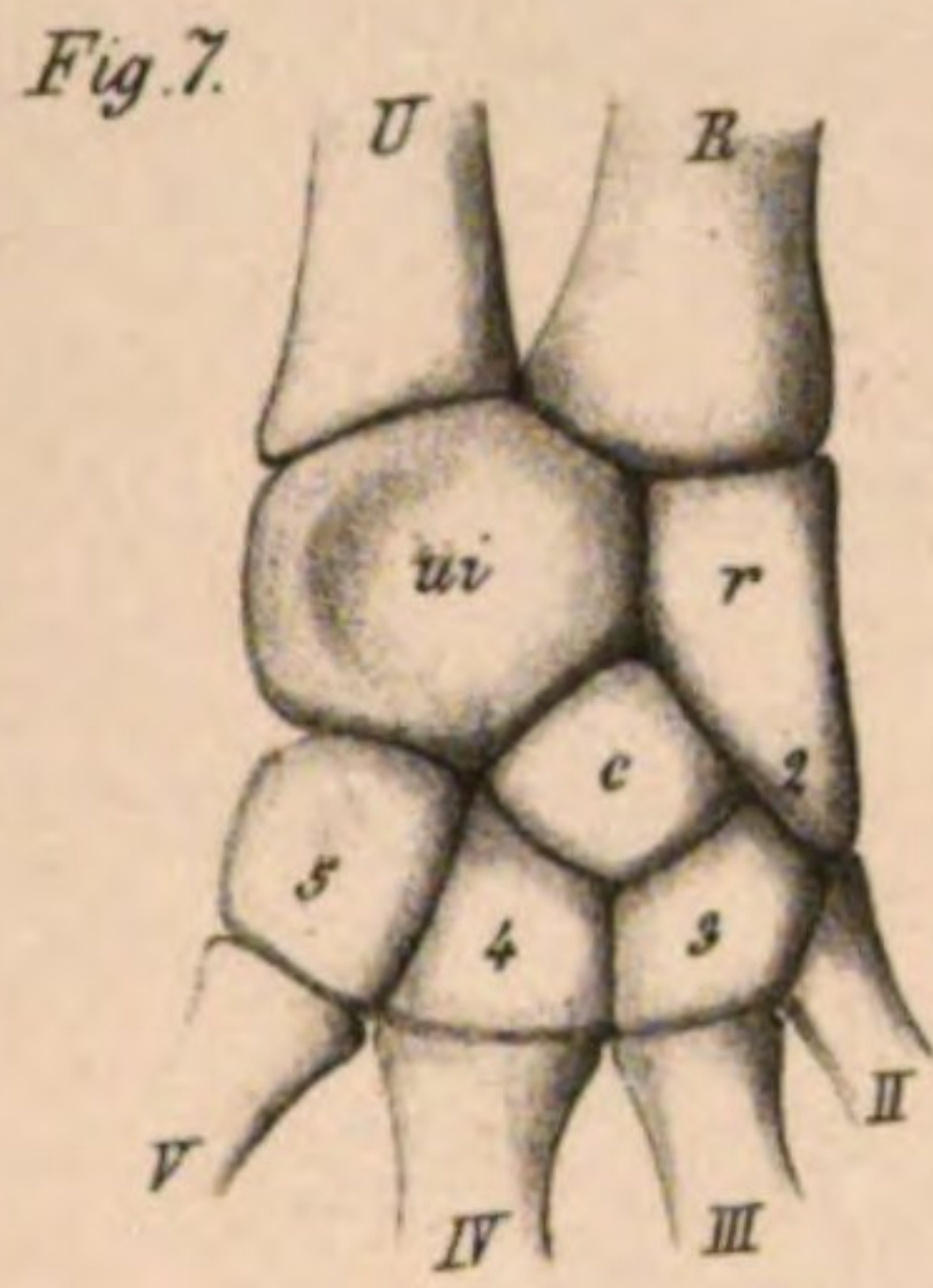
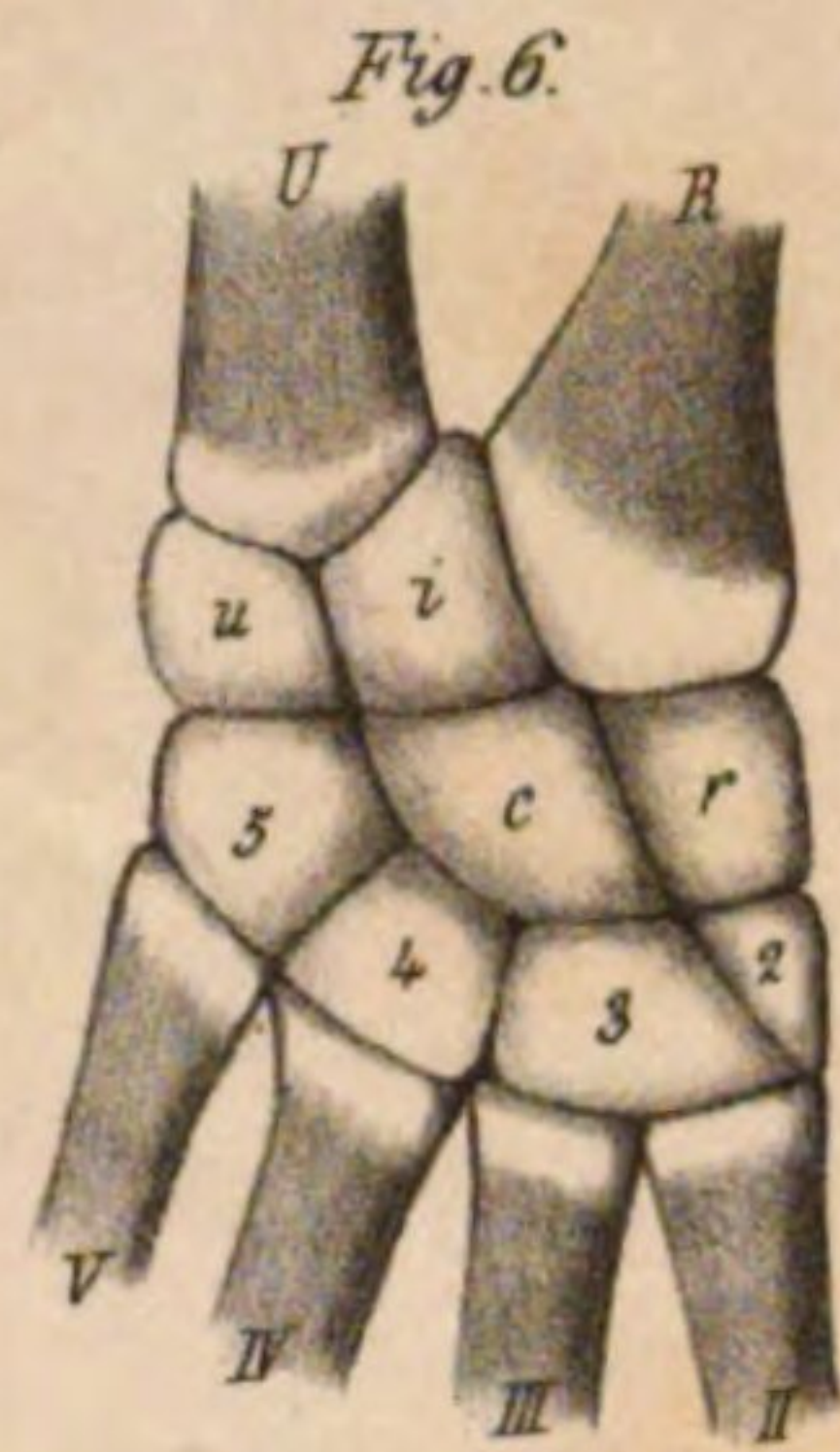
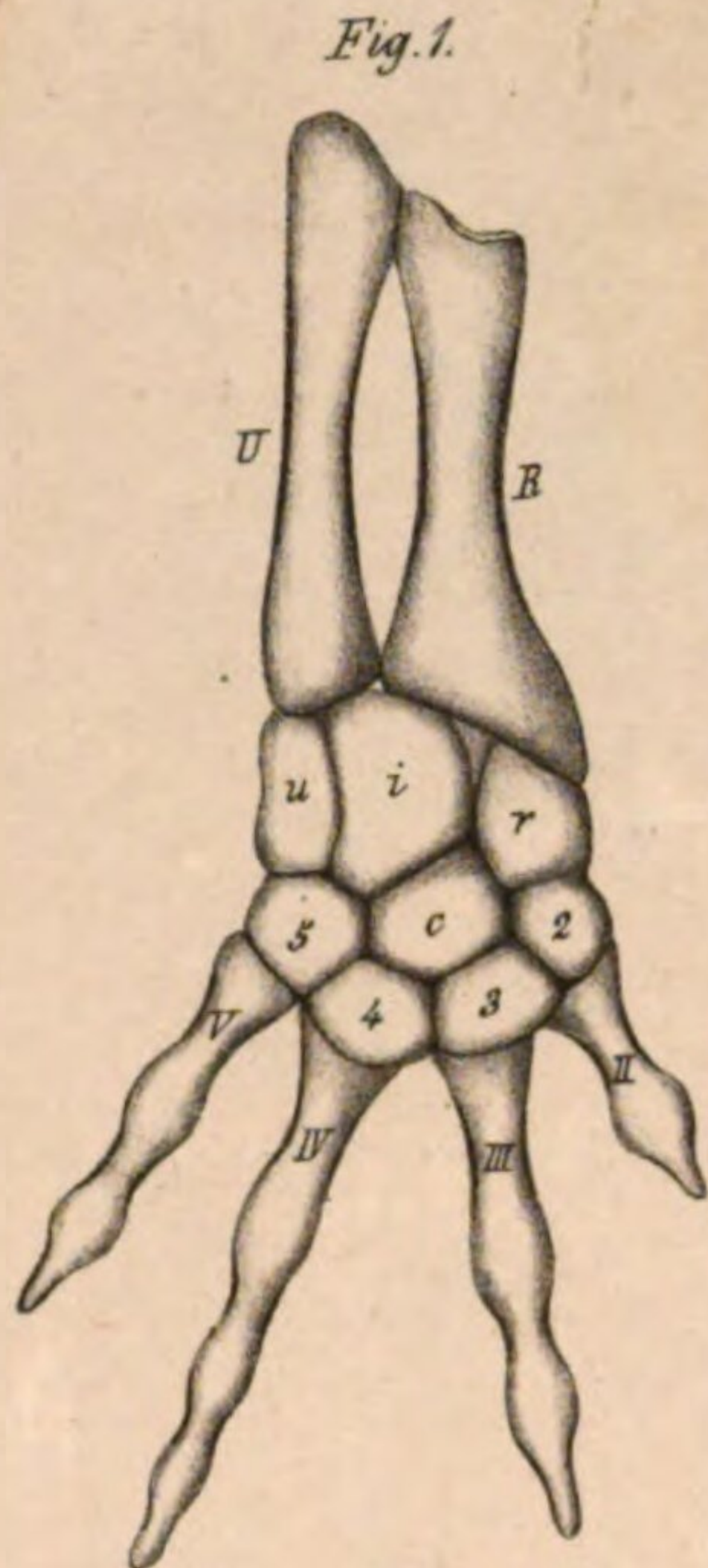
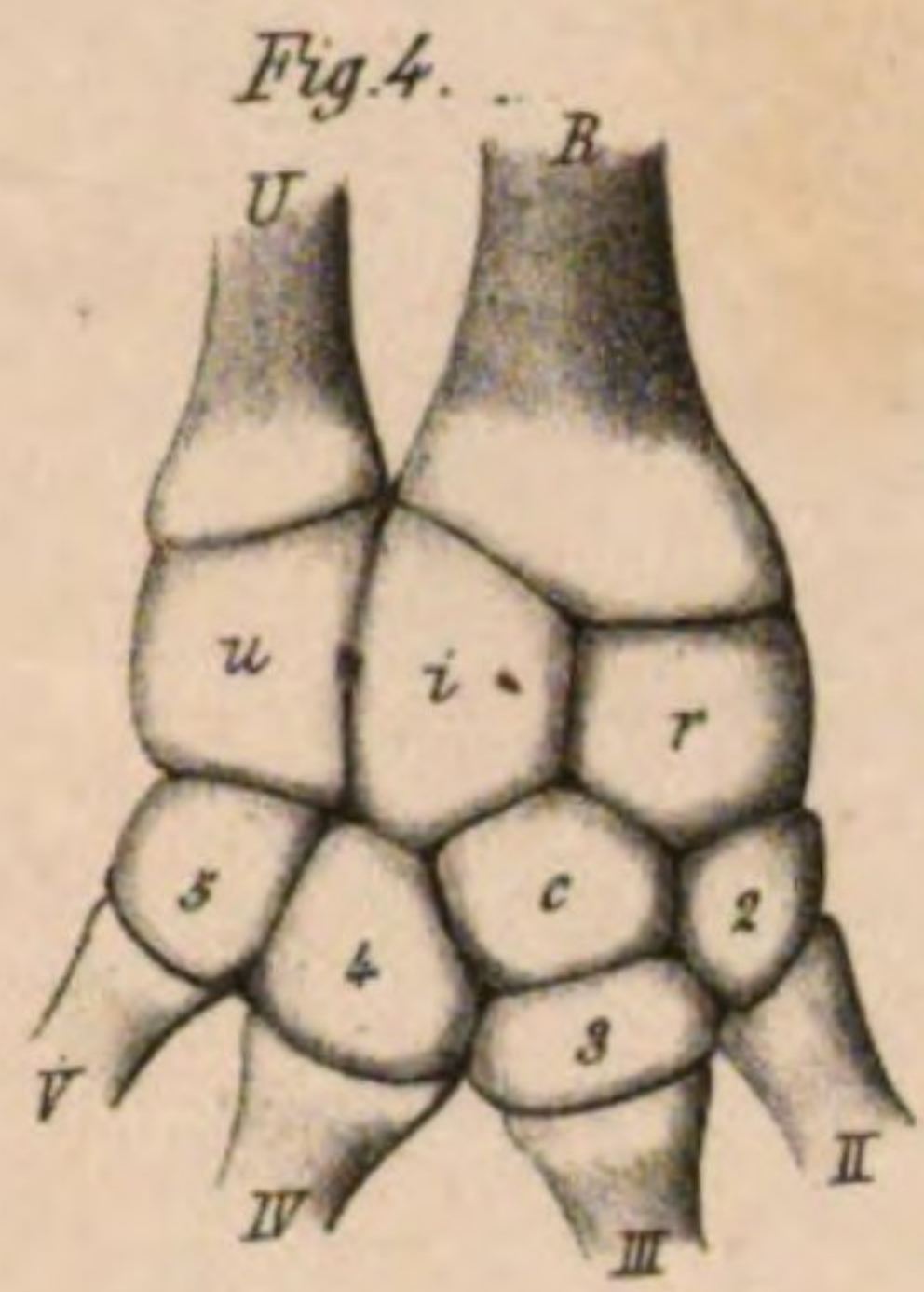
Fig. 6. Ansicht desselben Stückes von der hintern Fläche.

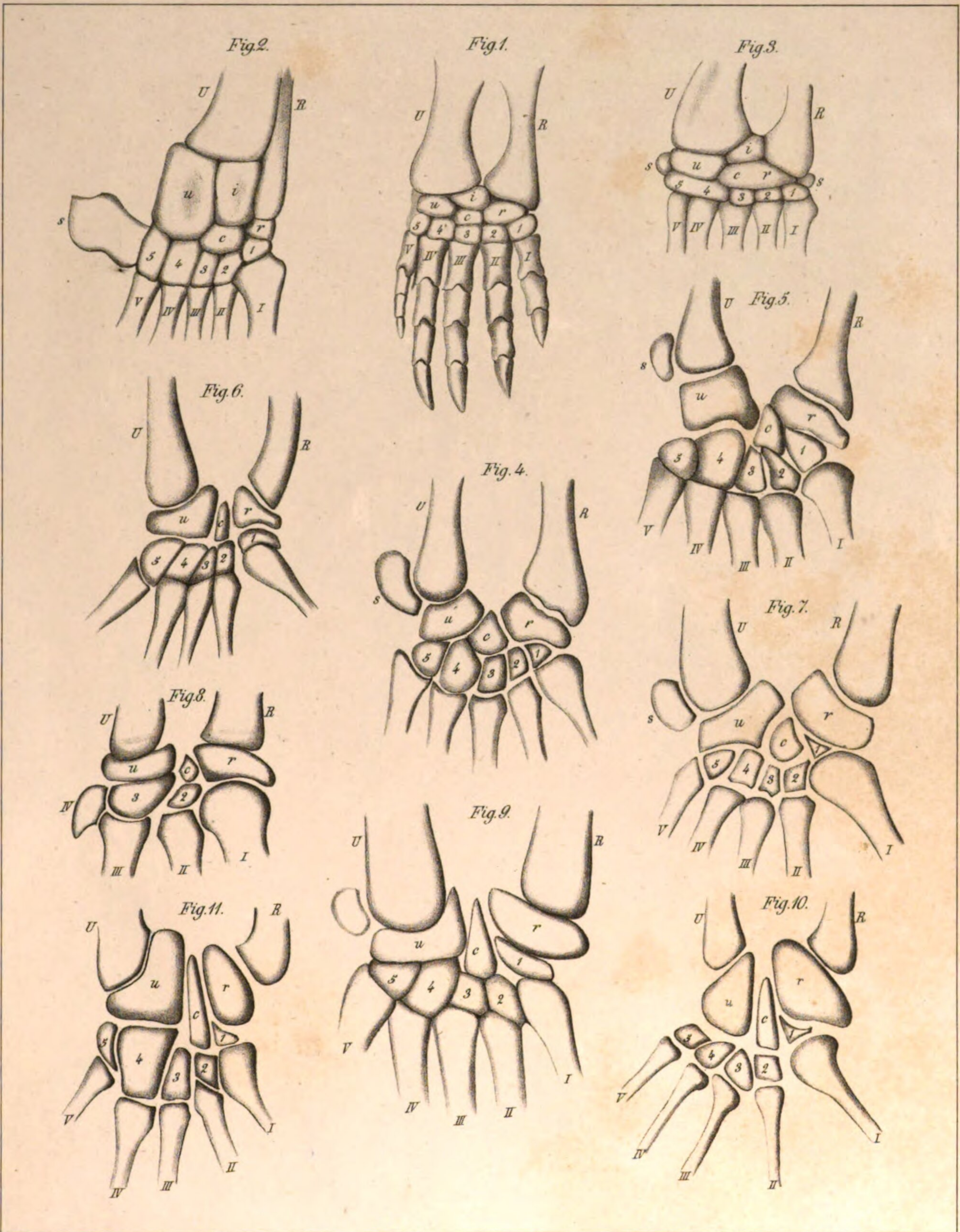
Fig. 7. Frontaler Durchschnitt durch dasselbe Stück.

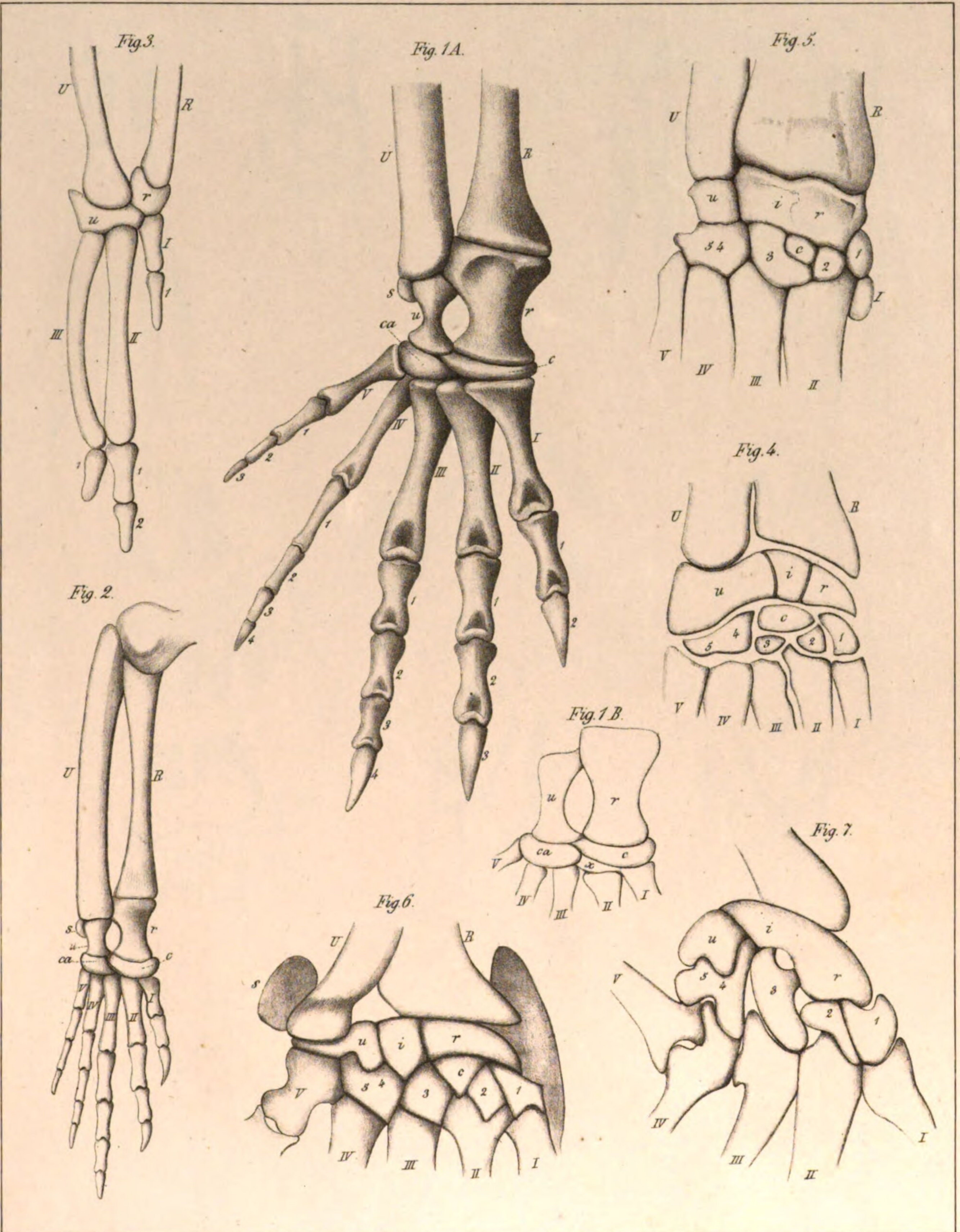
Für Figg. 1—7: gleiche Bezeichnung.

<i>f</i>	Femur.
<i>t</i>	Tibia.
<i>p</i>	Fibula.
<i>ta</i>	Tarsus.
<i>s</i>	oberes Tarsusstück.
<i>i</i>	unteres Tarsusstück.
<i>m</i>	Metatarsus.
<i>ph</i>	Zehen.

Fig. 8. Querschnitt durch den Metatarsus eines jungen Gänschen. Die drei Metatarsalia sind noch völlig deutlich gesondert. Jedes besteht aus einem inneren Knorpelstücke (der primordialen Anlage) *k*, und einer corticalen Knochenschichte mit vielen grösseren und kleineren Markcanälen. Solche Markcanäle sind auch in den Knorpel eingedrungen (*m*) und werden vom letzteren durch eine dünne Knochenlamelle (*o*) abgegrenzt.







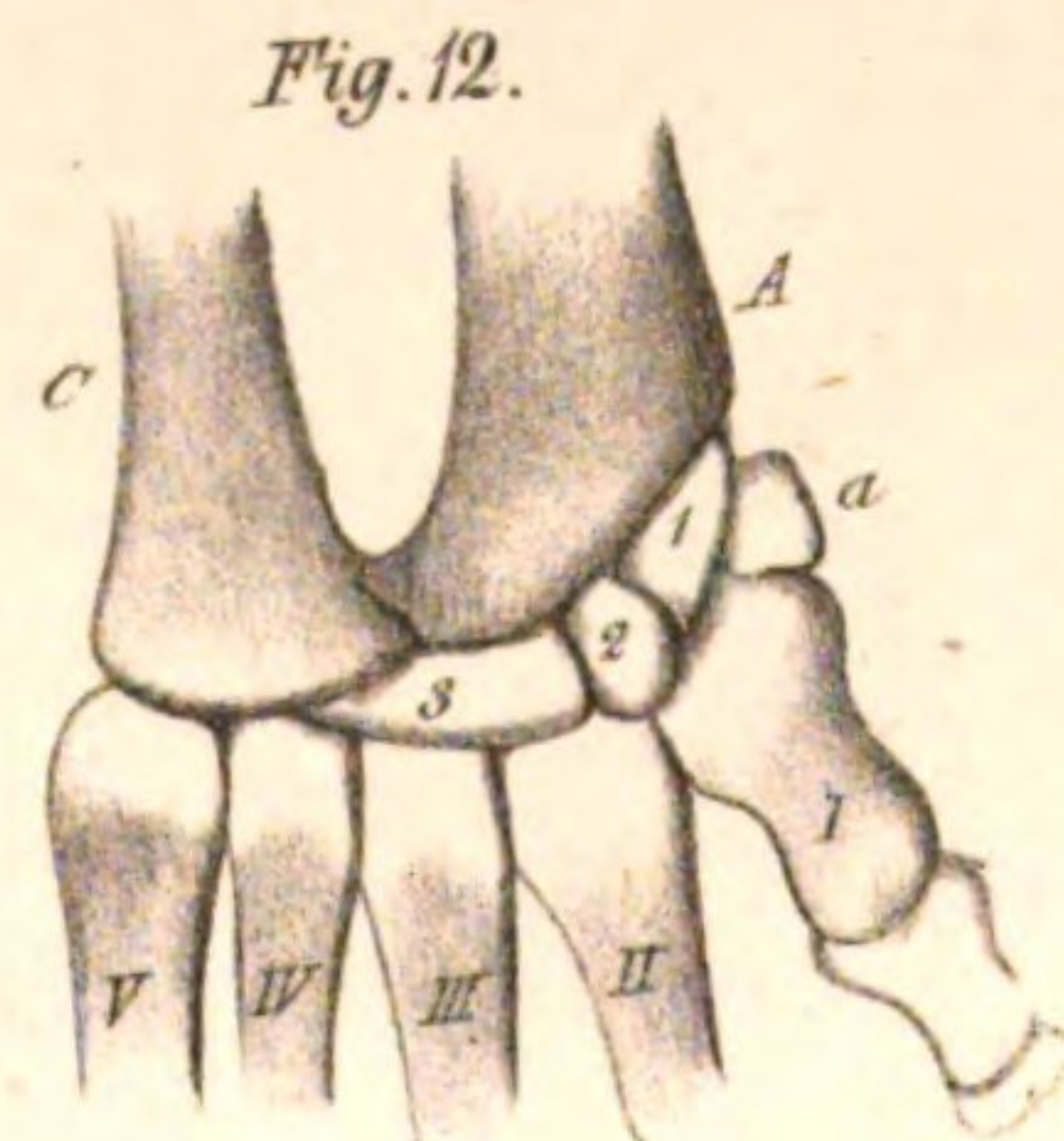
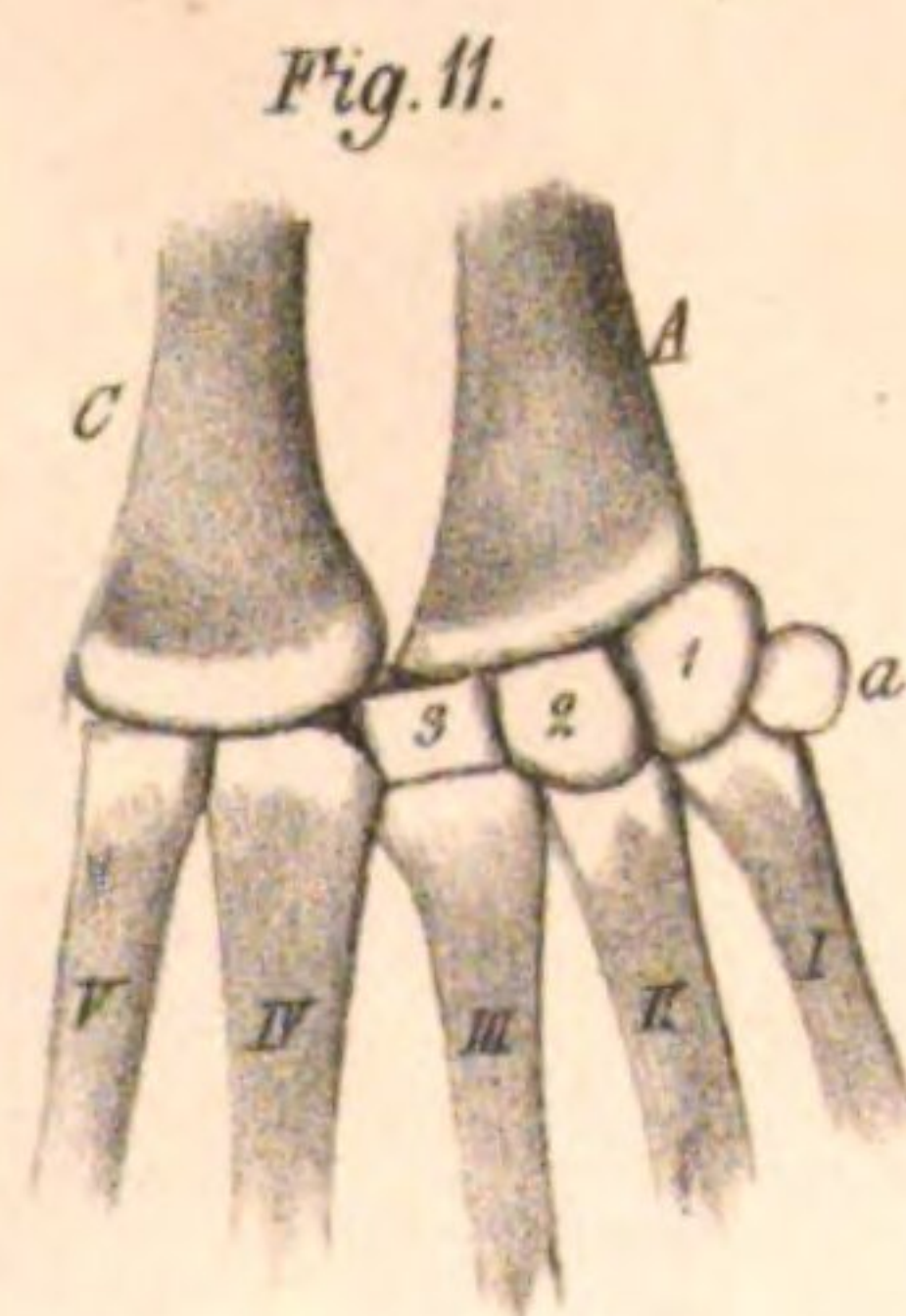
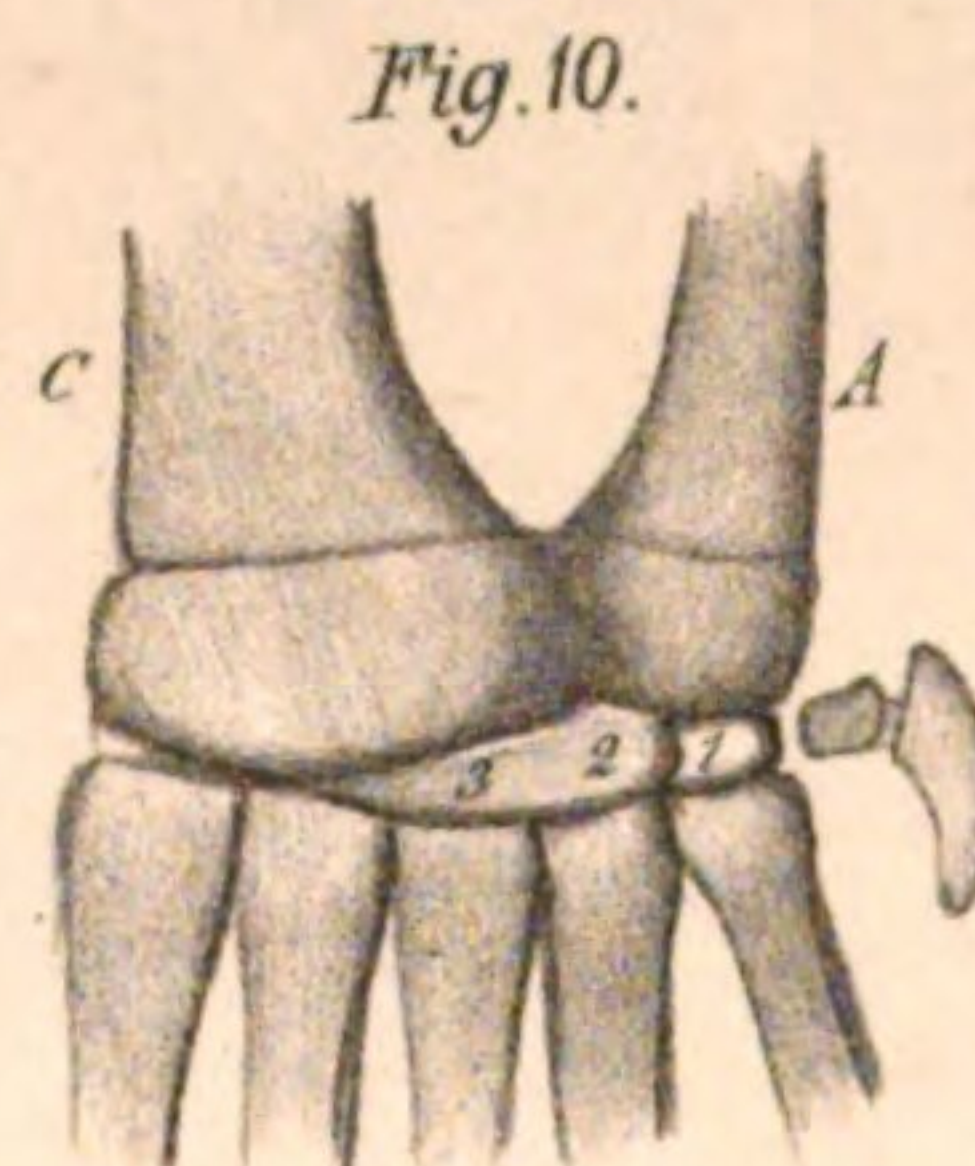
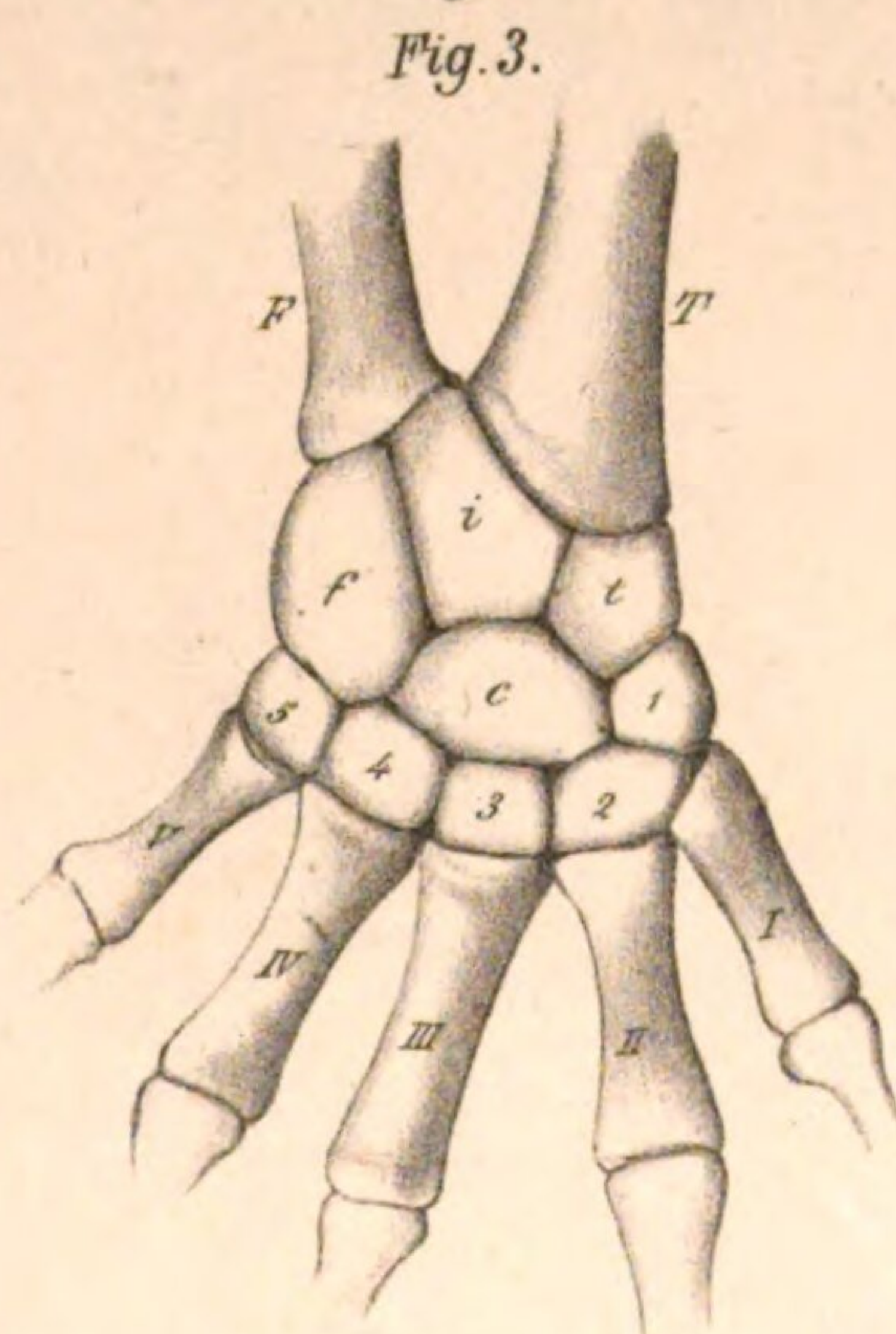
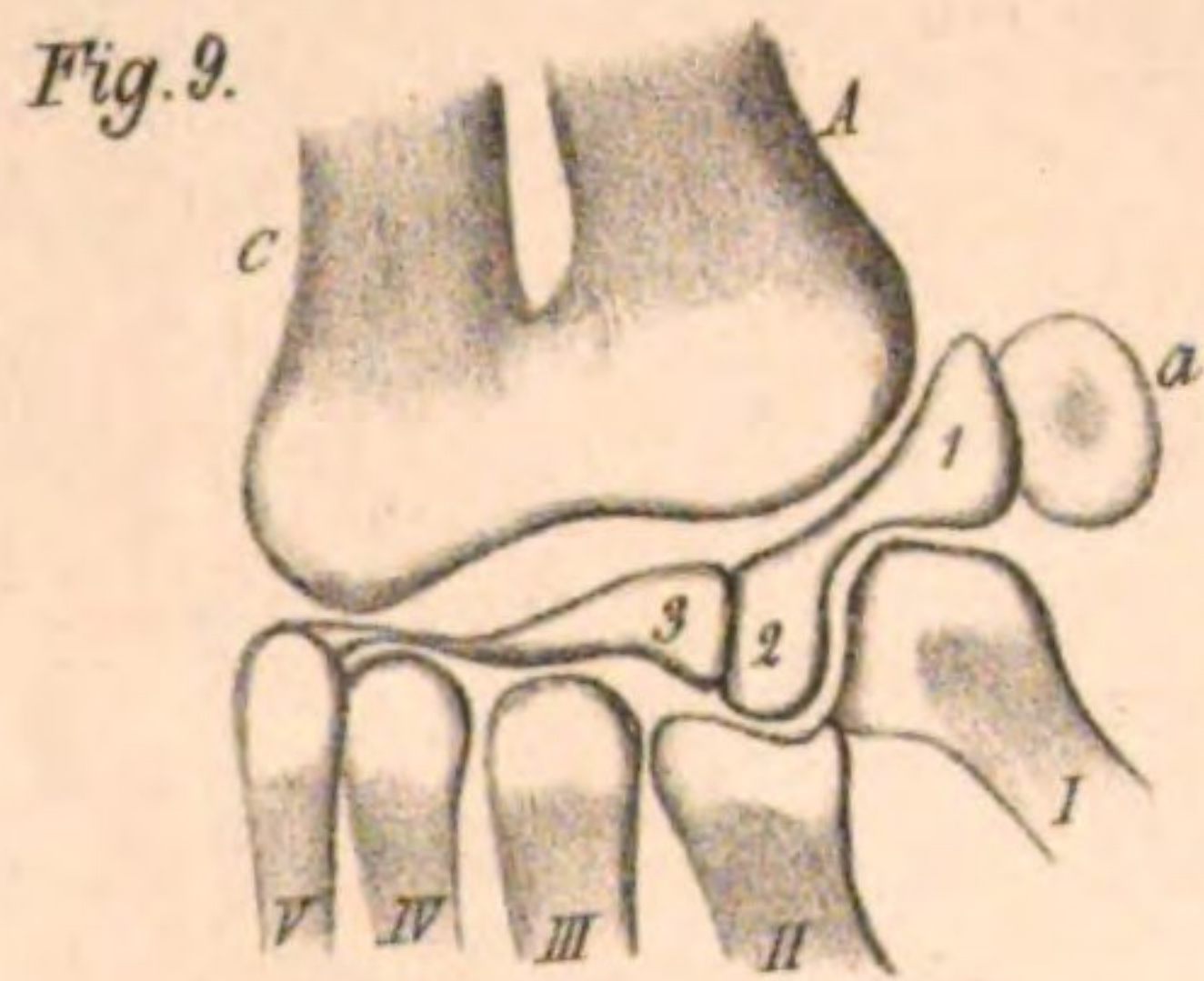
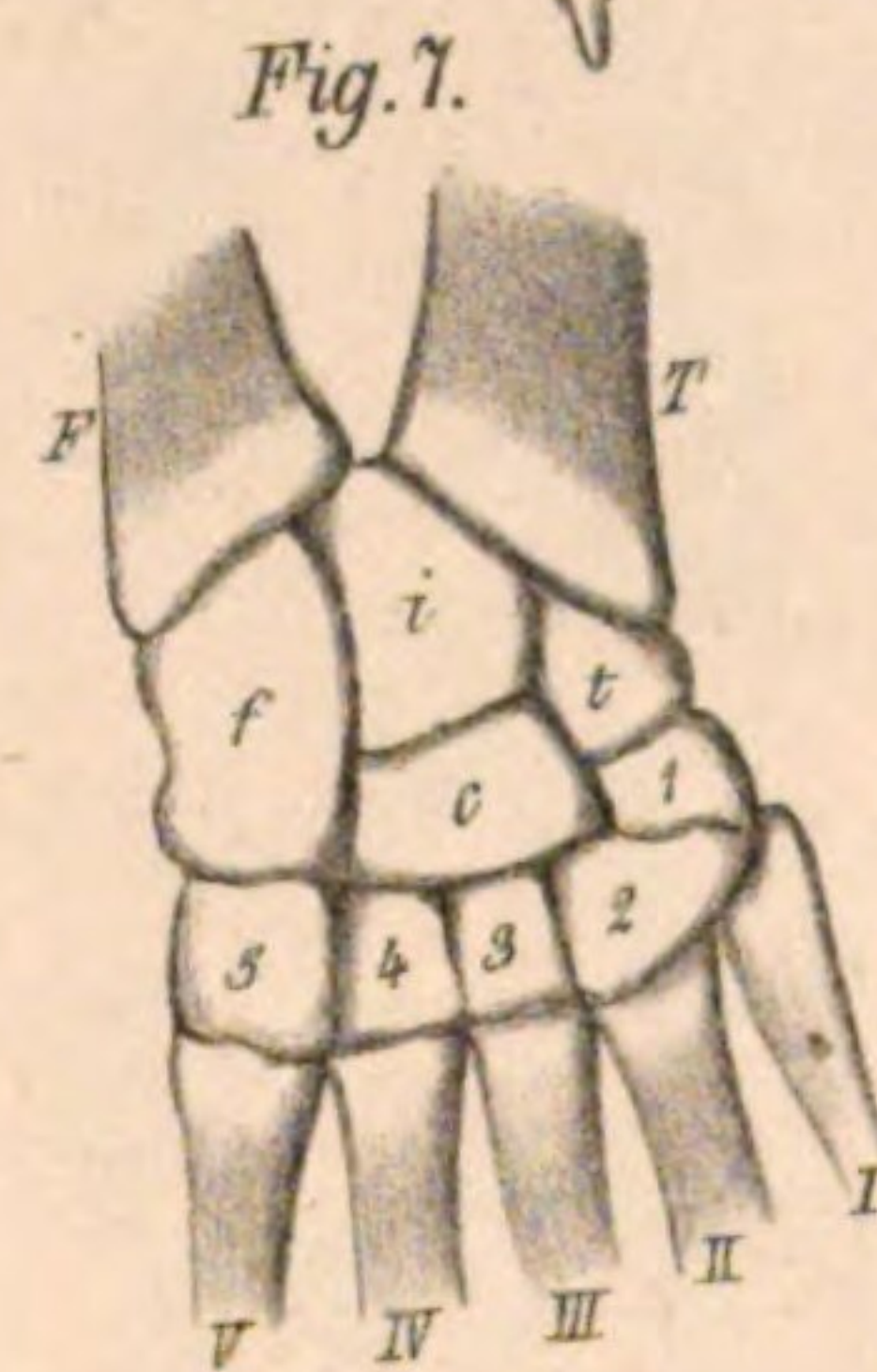
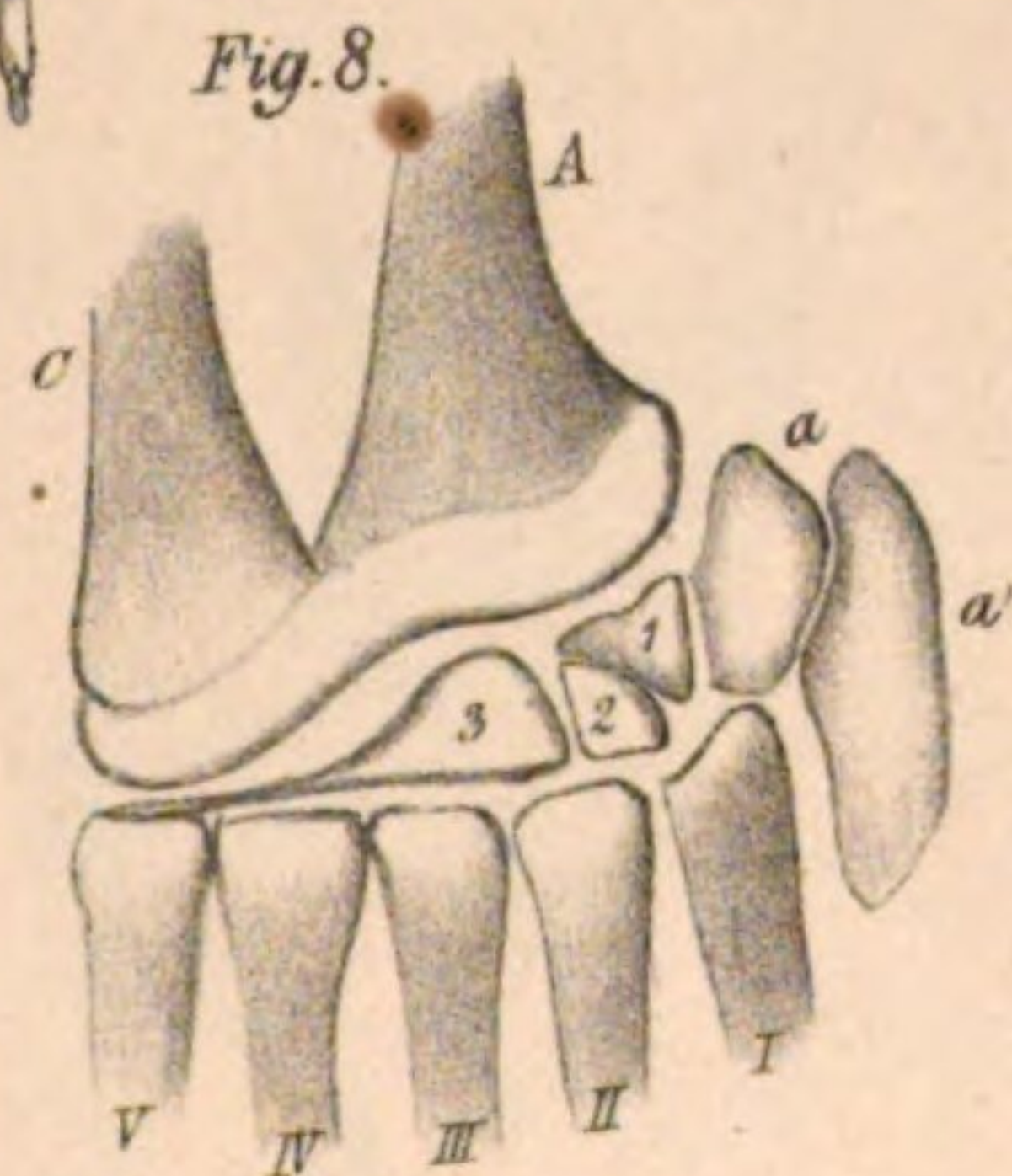
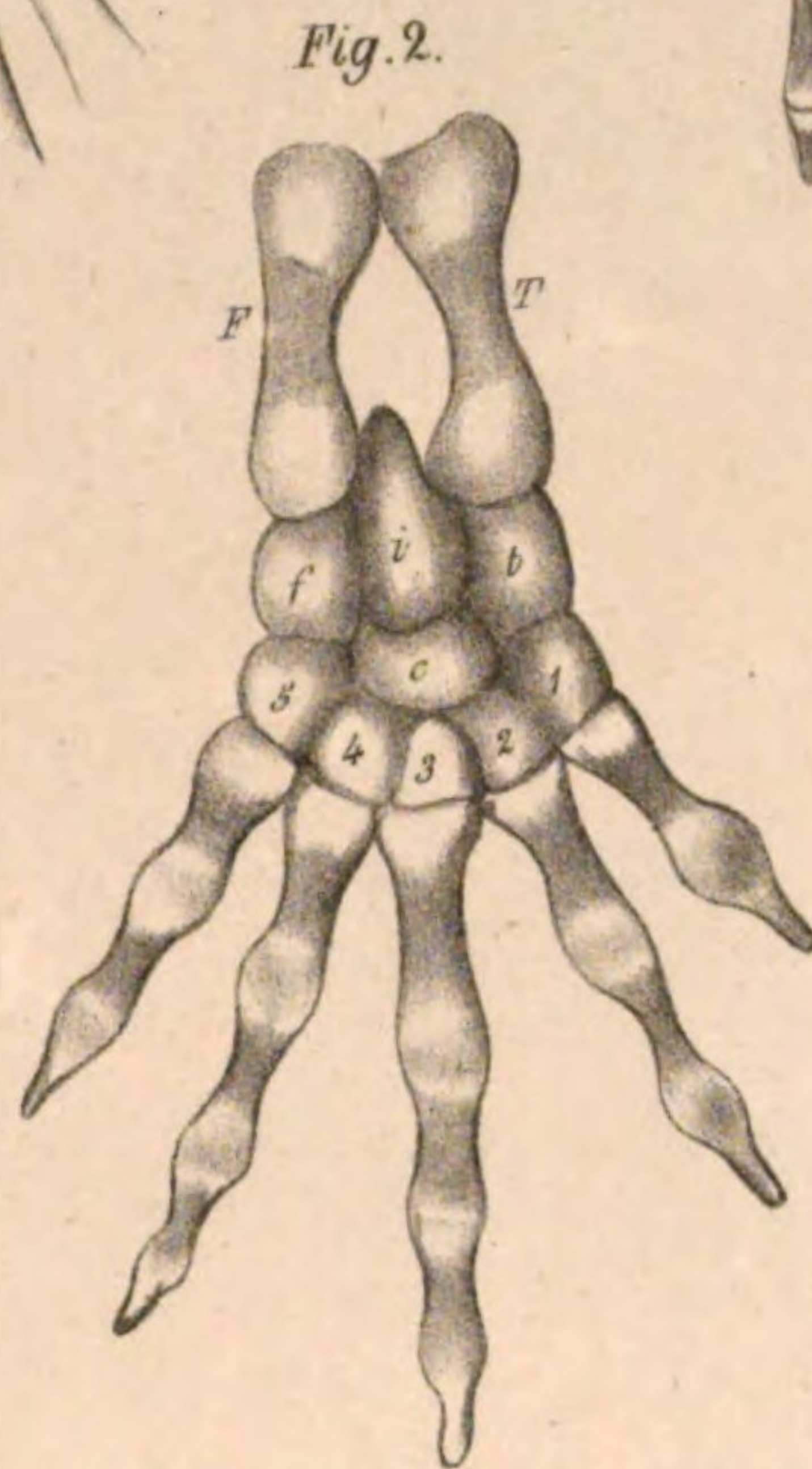
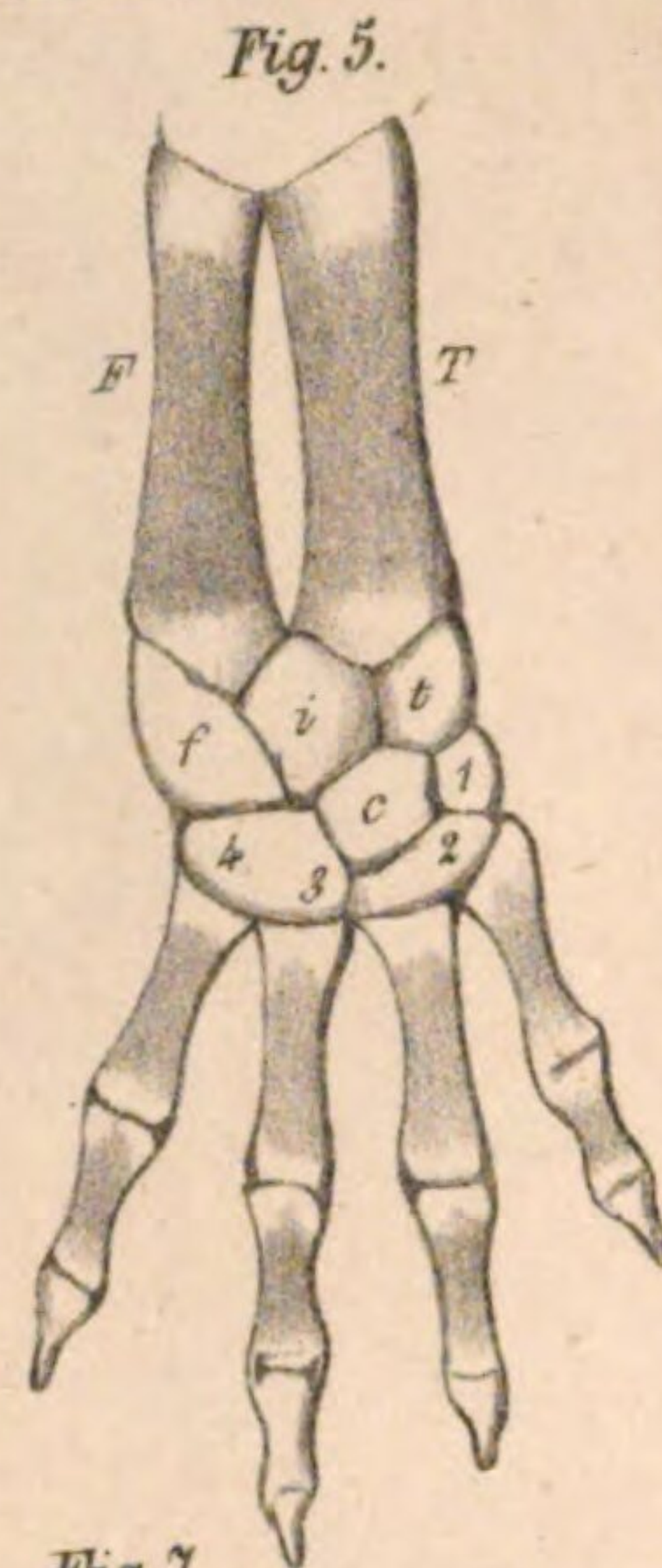
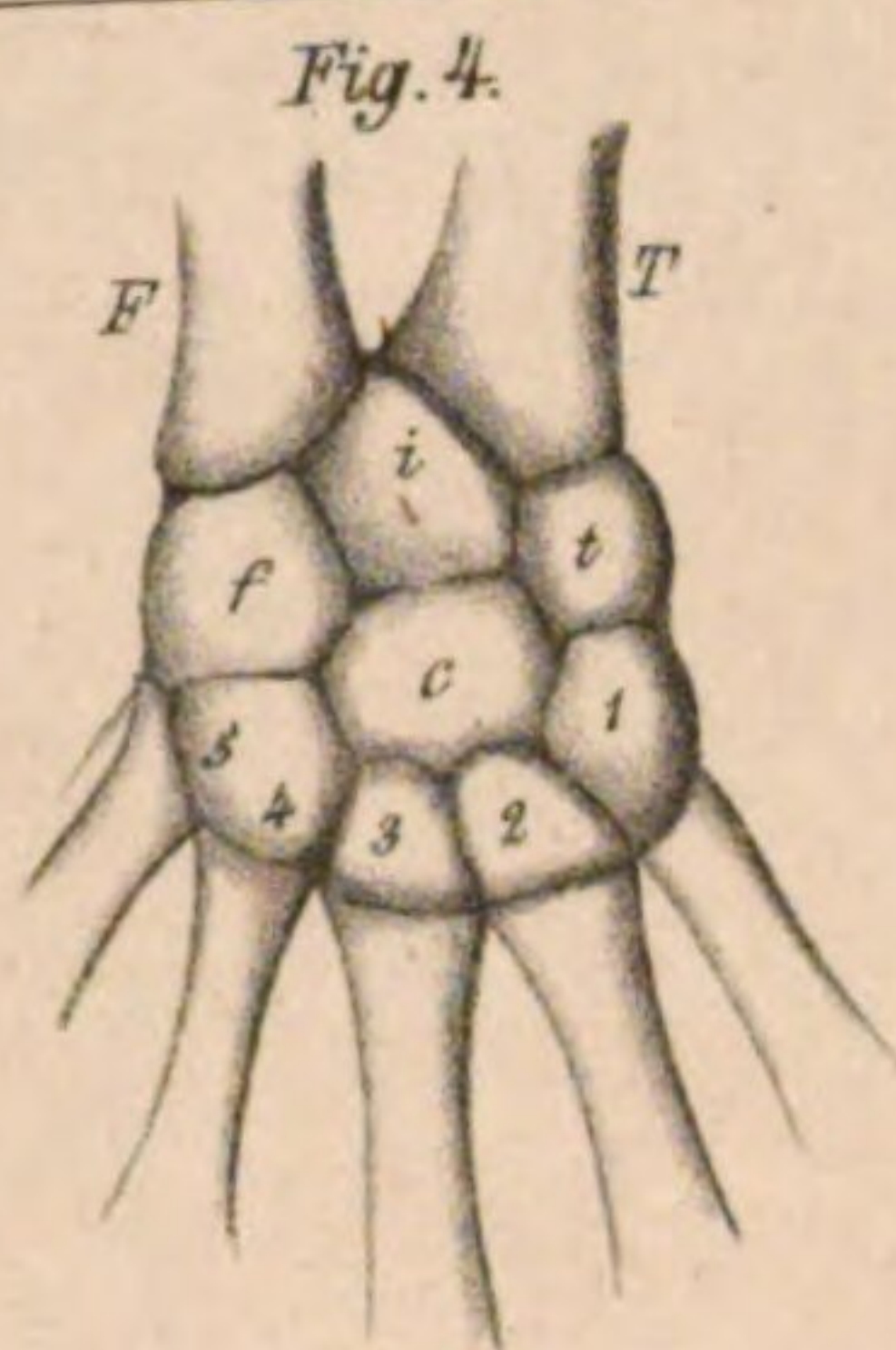
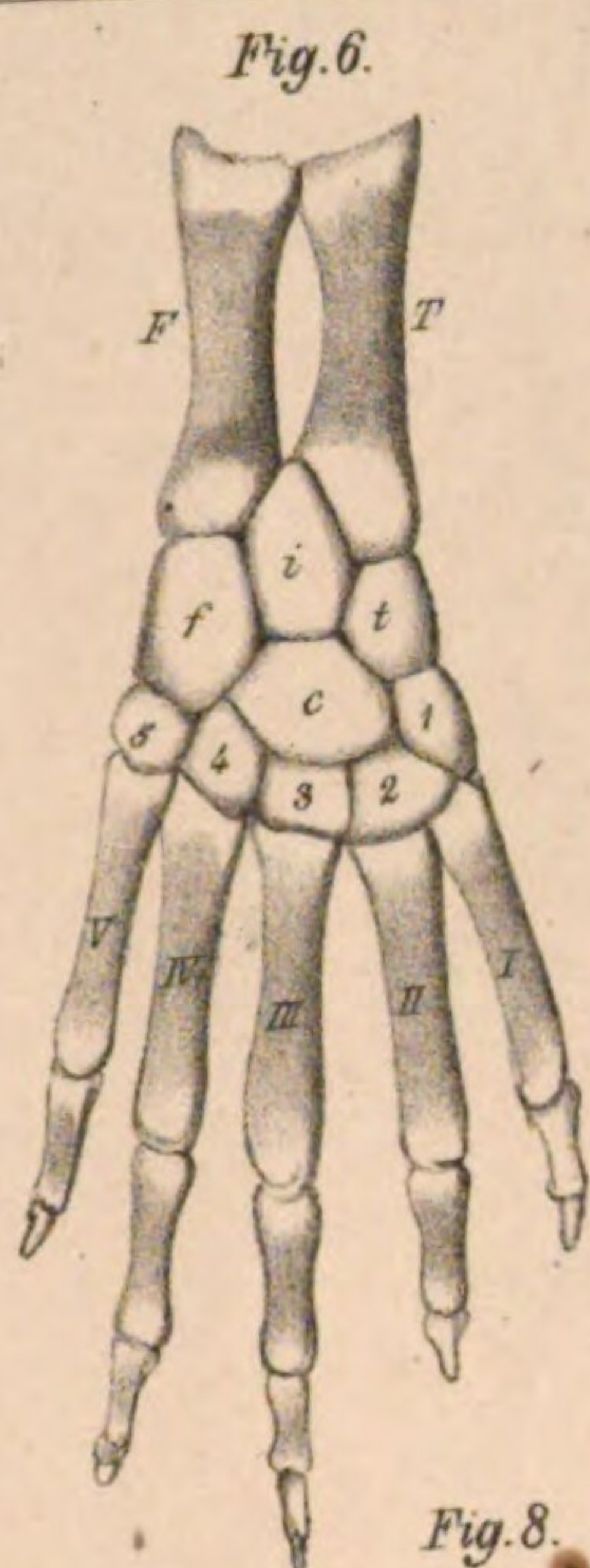


Fig. 1.

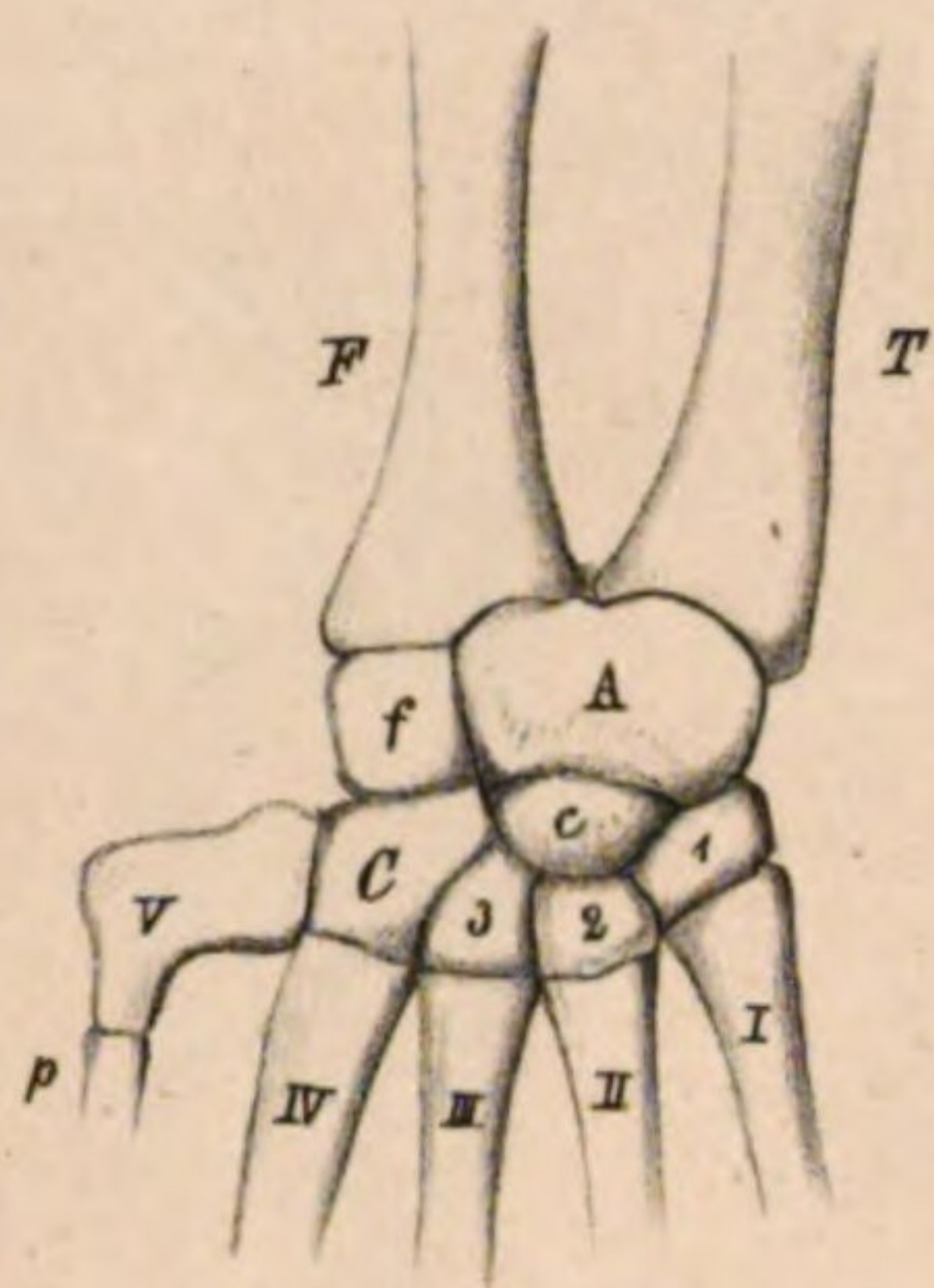


Fig. 2.

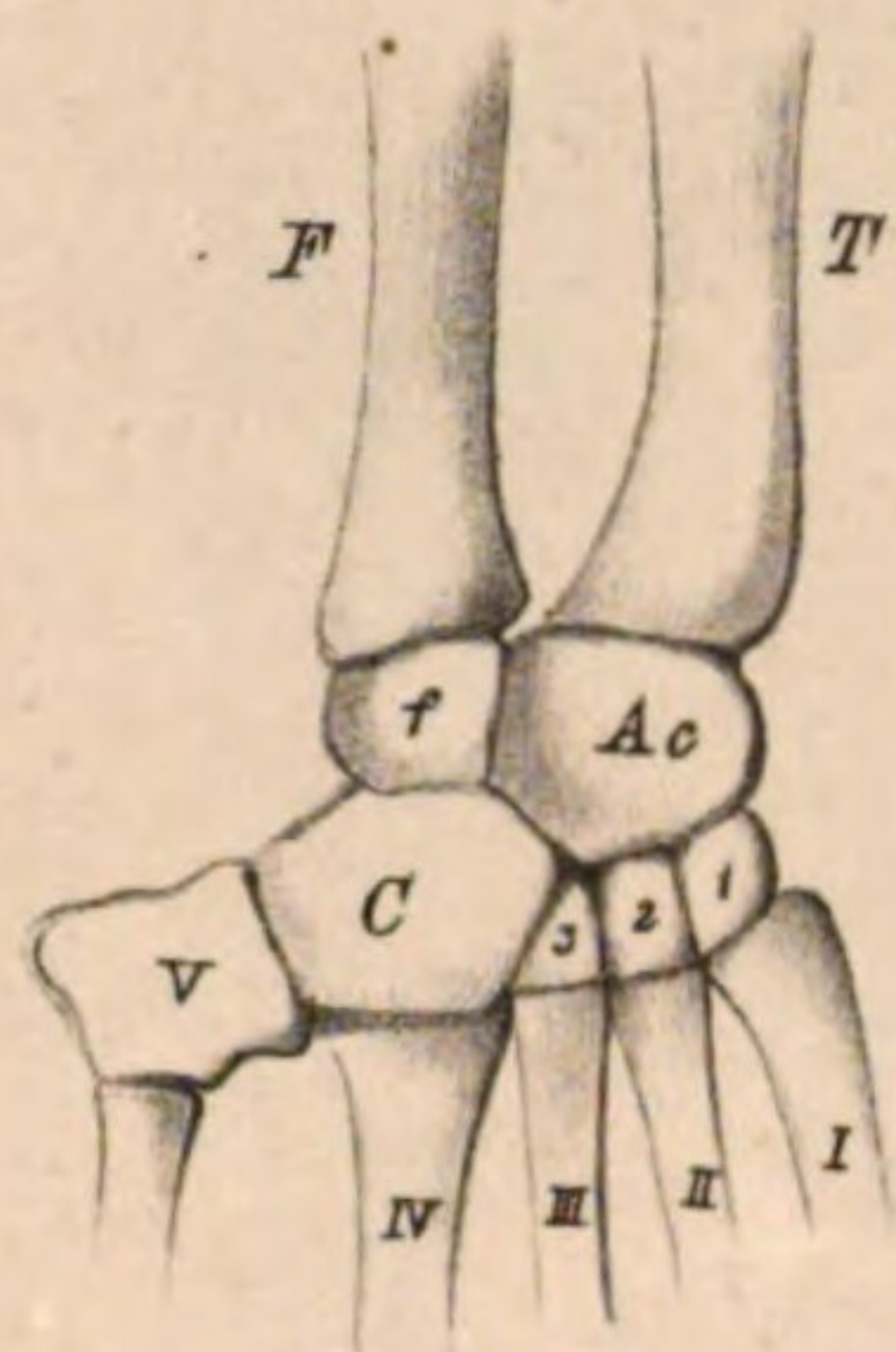


Fig. 3.

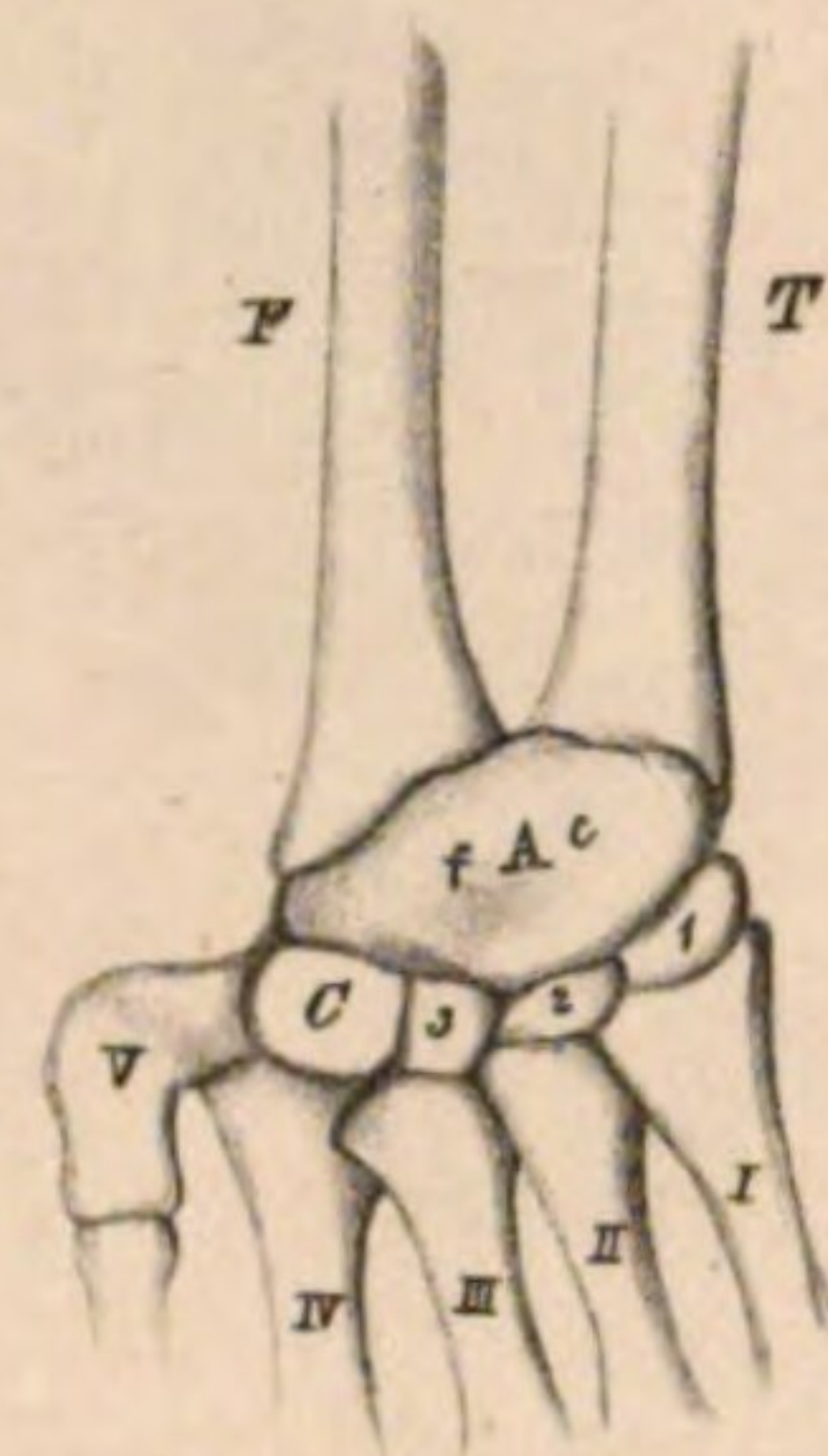


Fig. 4.

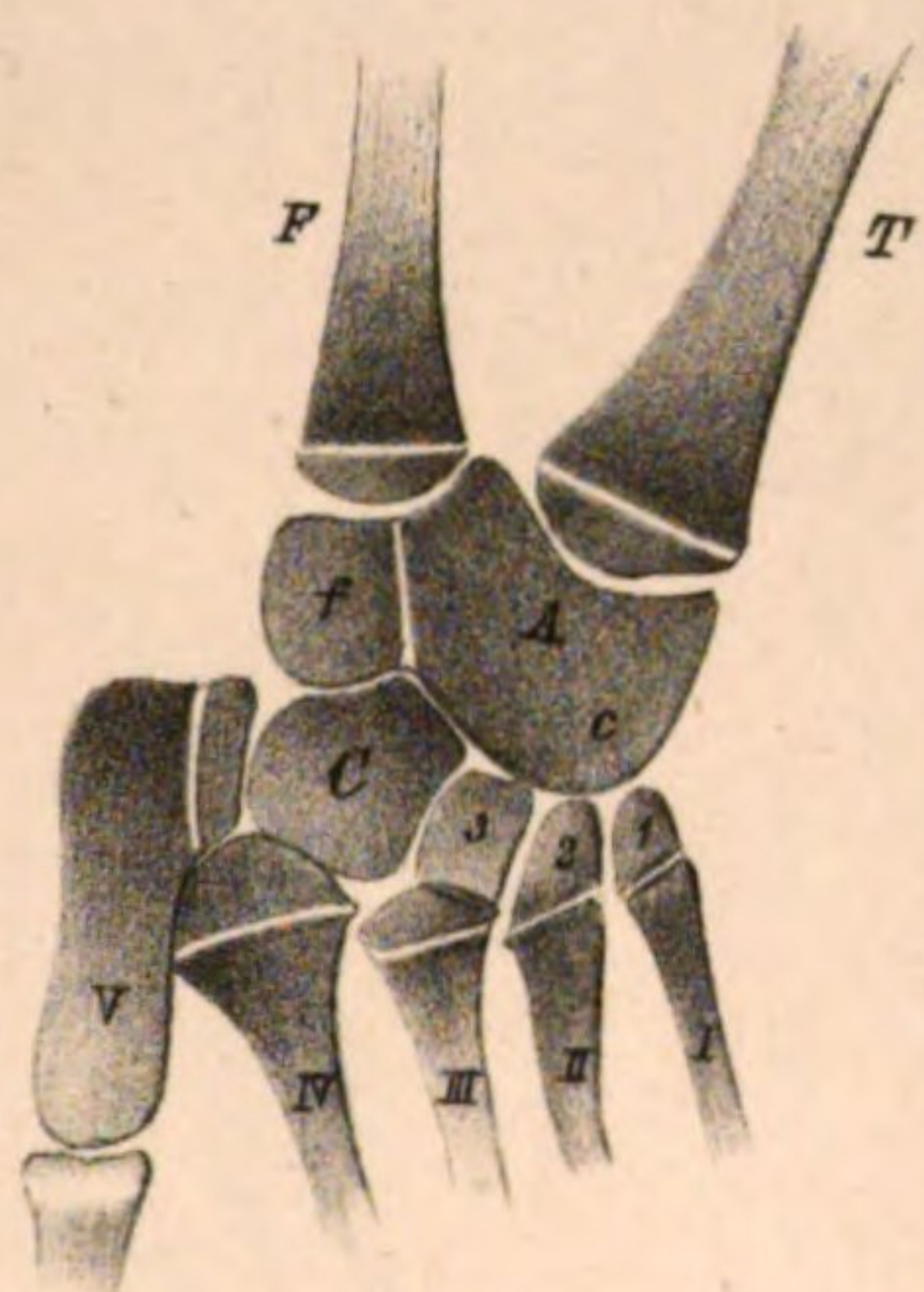


Fig. 5.

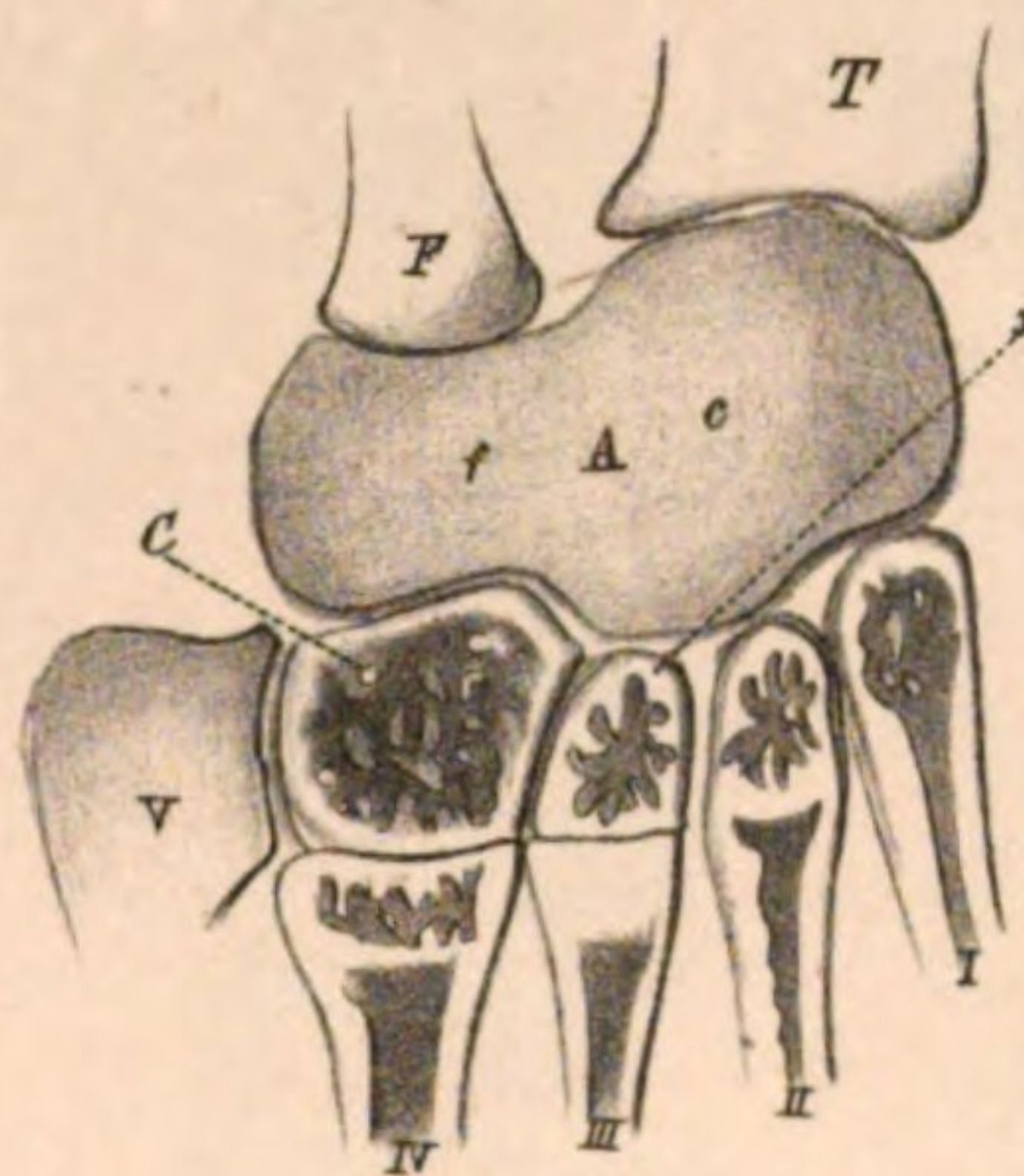


Fig. 6.

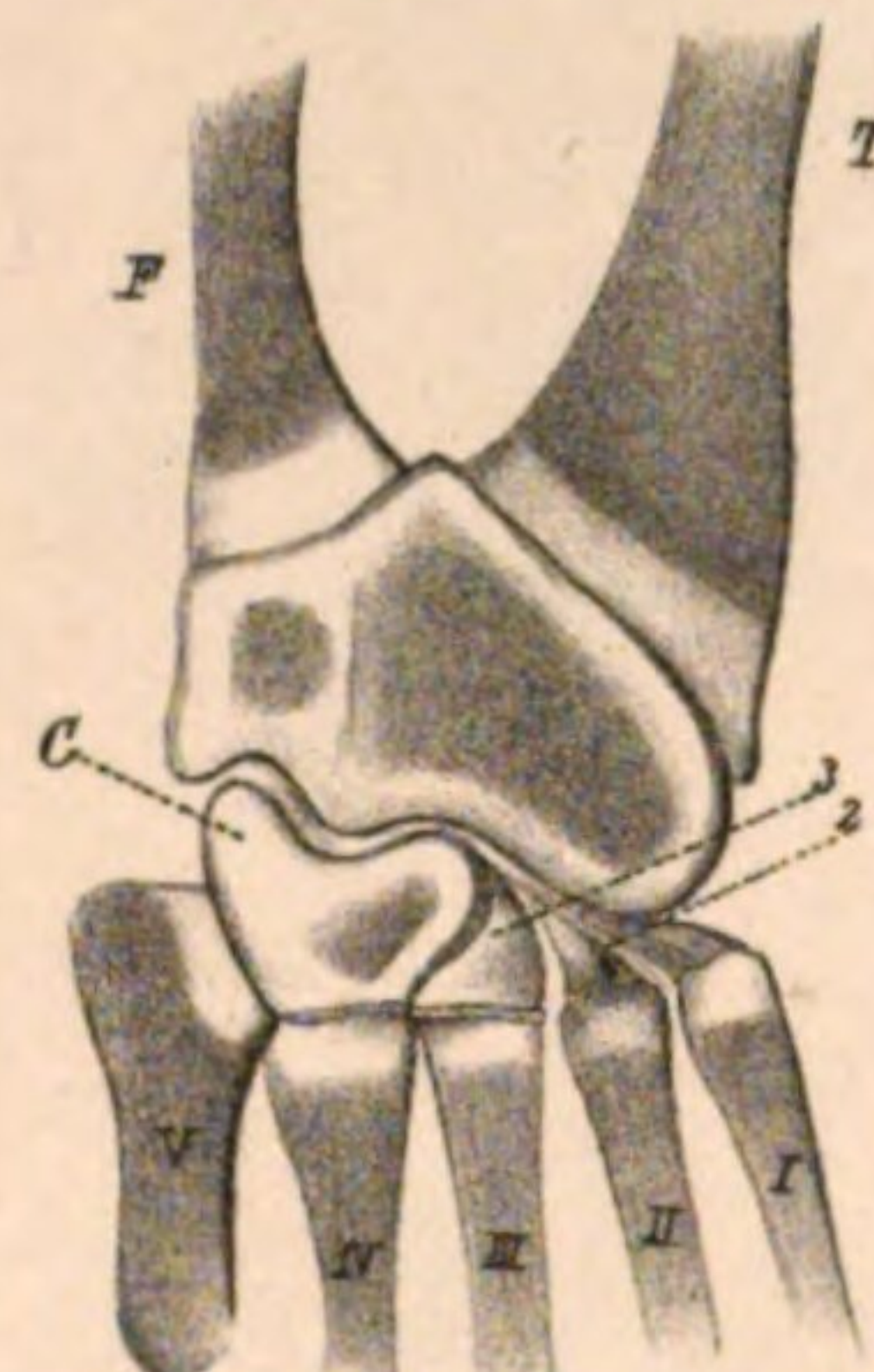


Fig. 9.

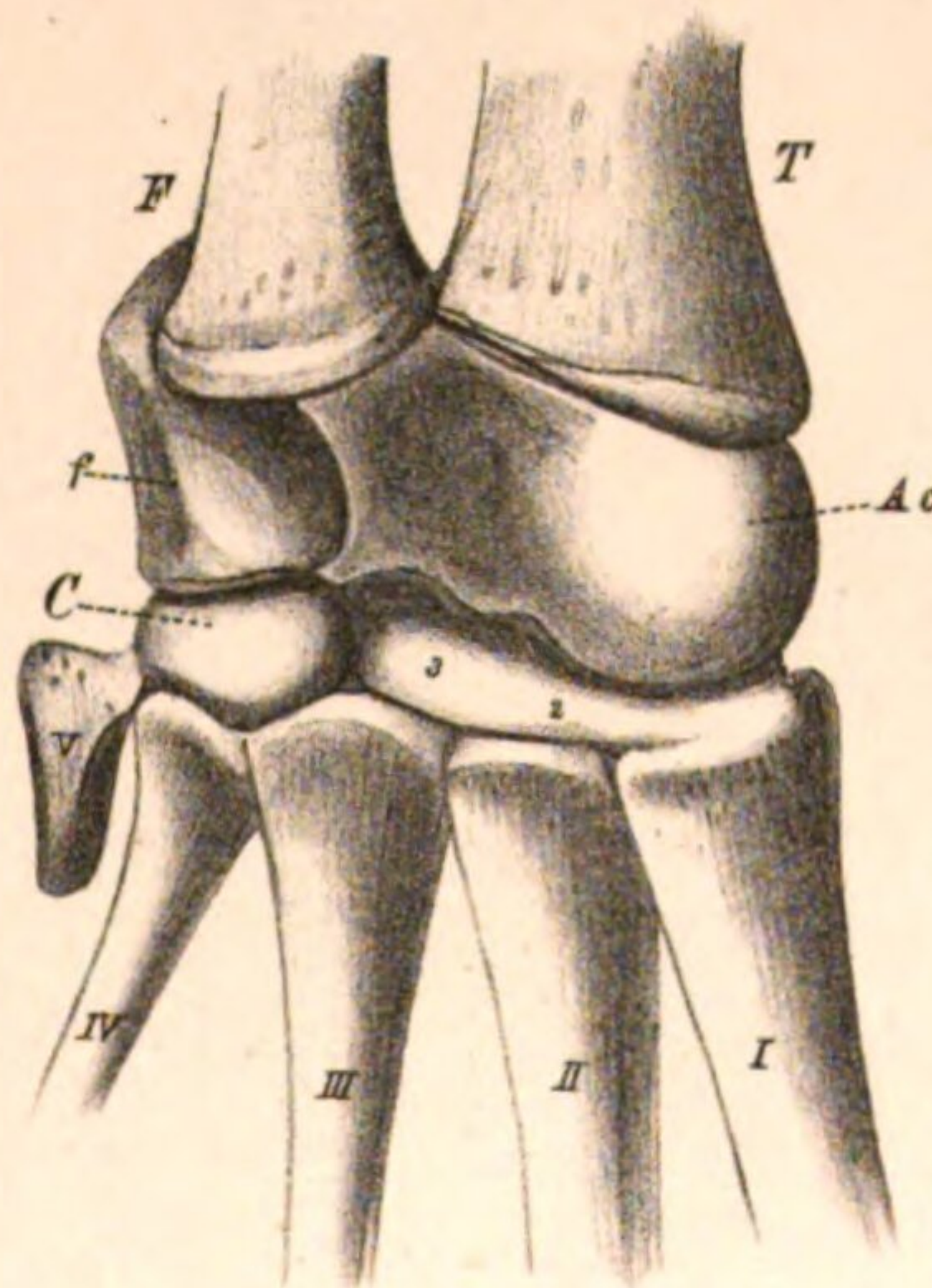


Fig. 7.

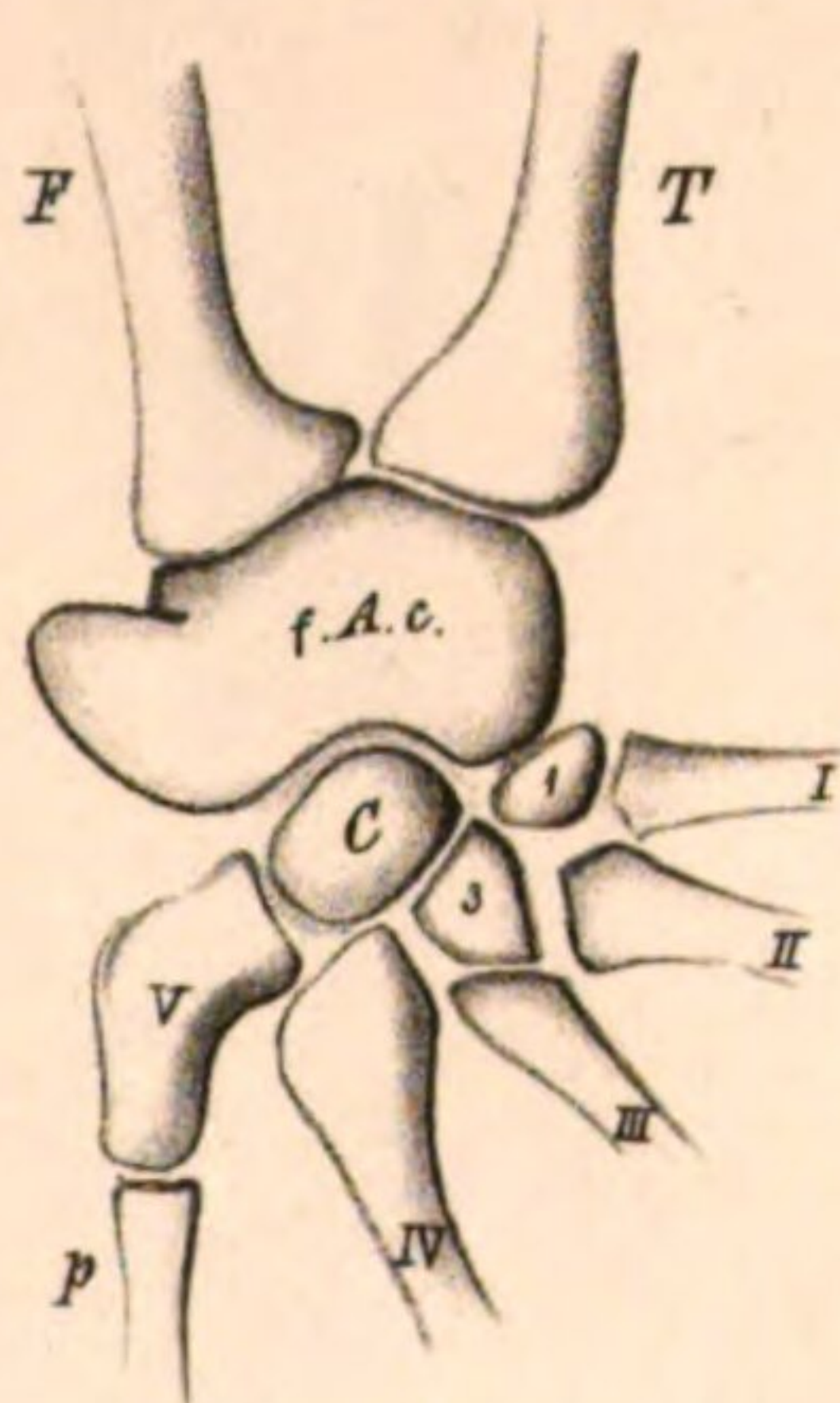
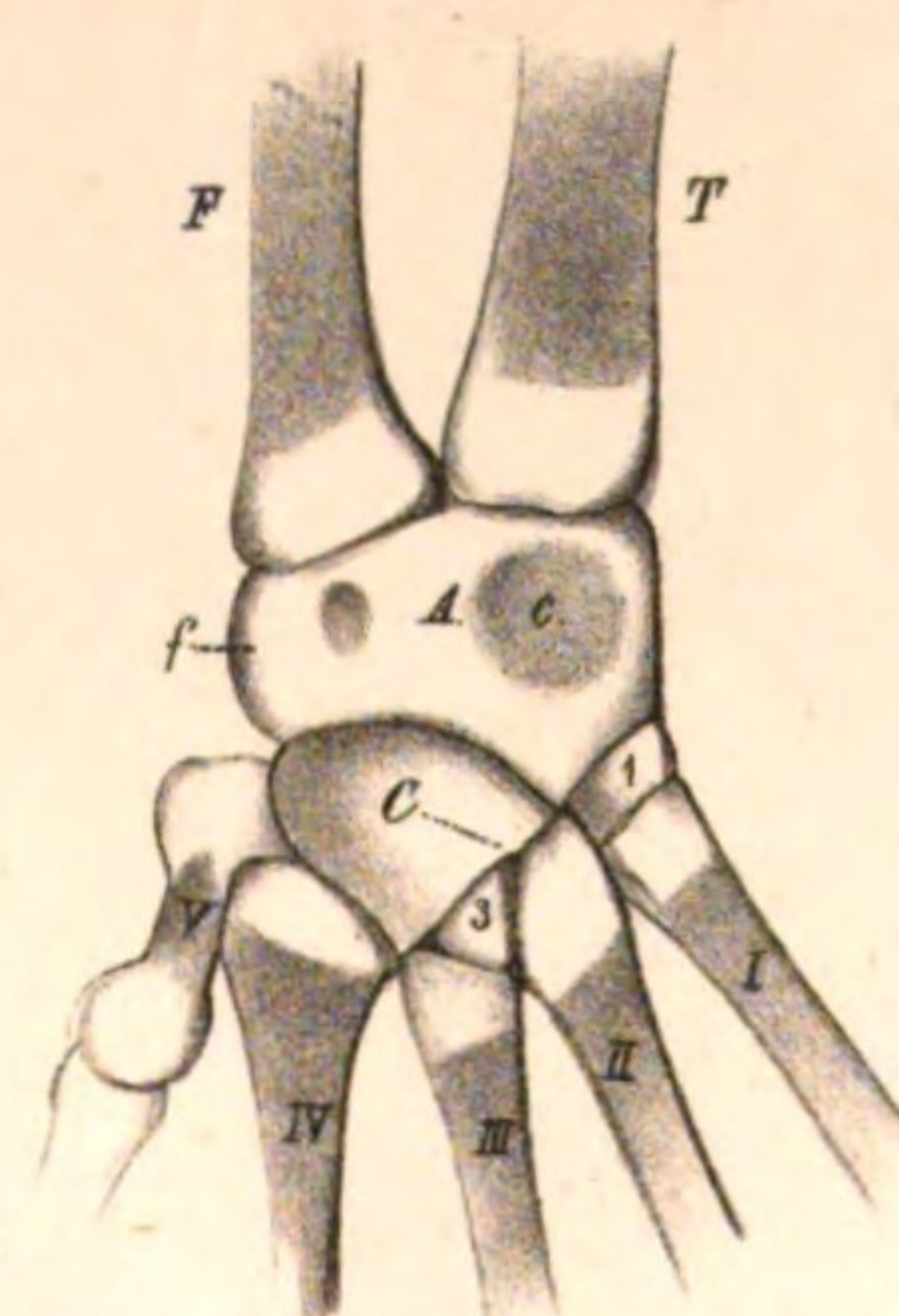
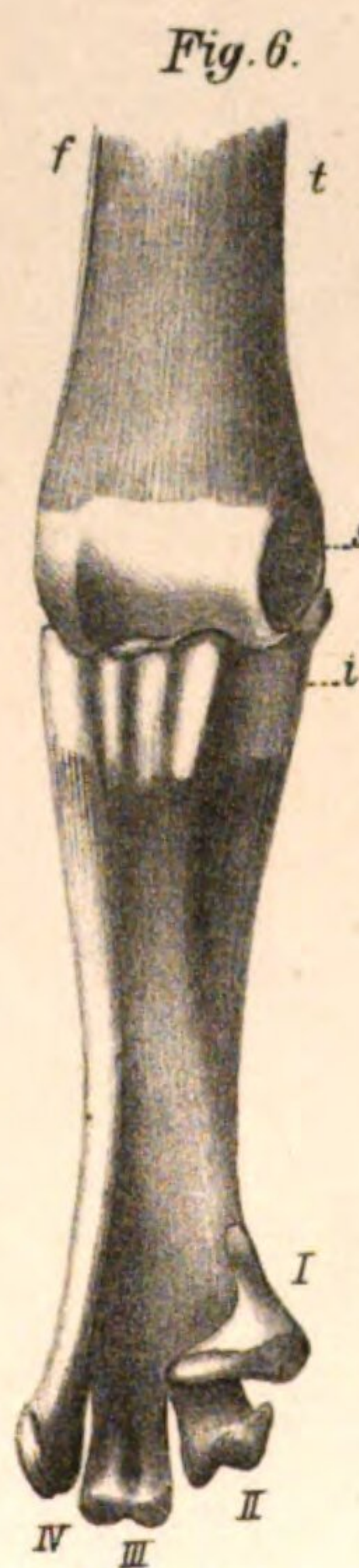
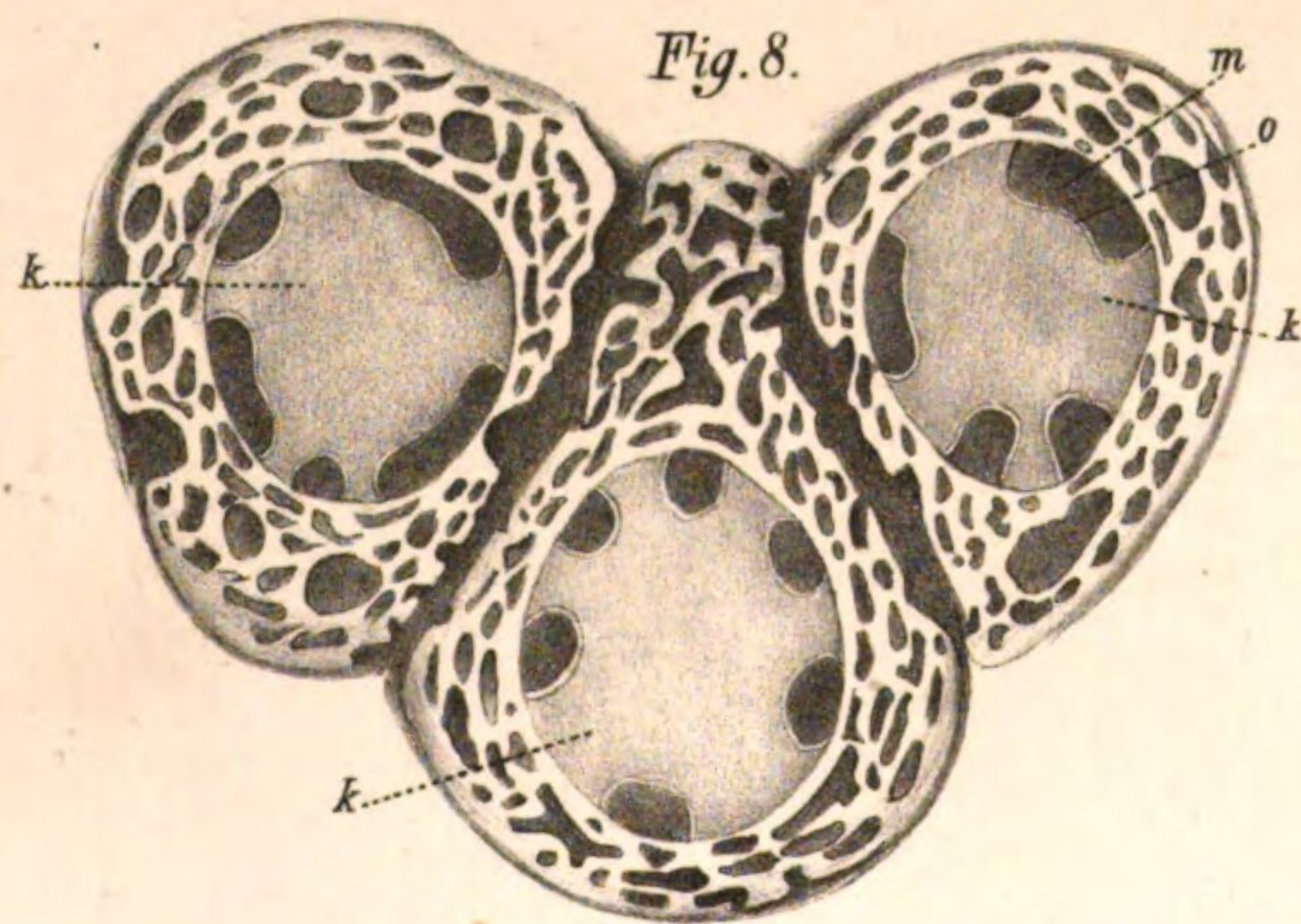
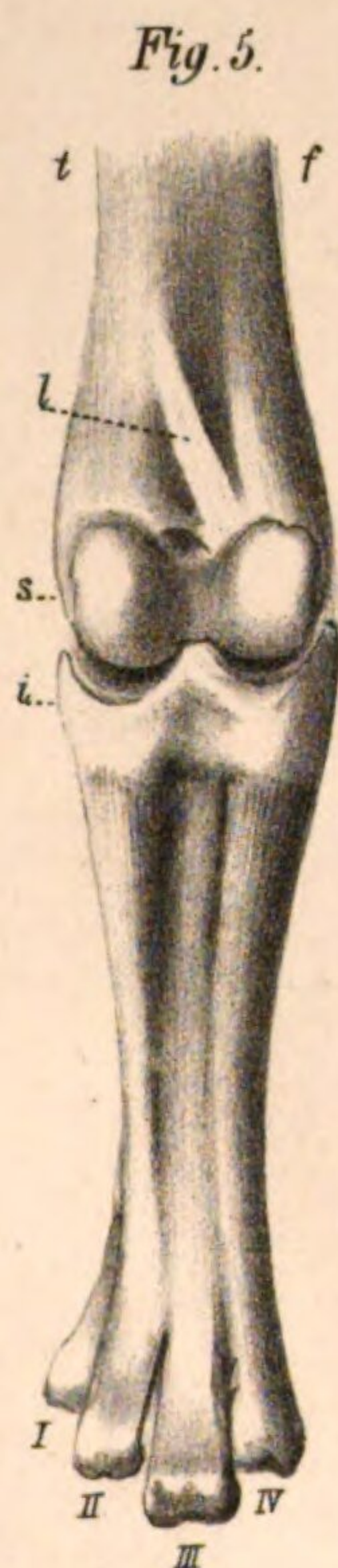
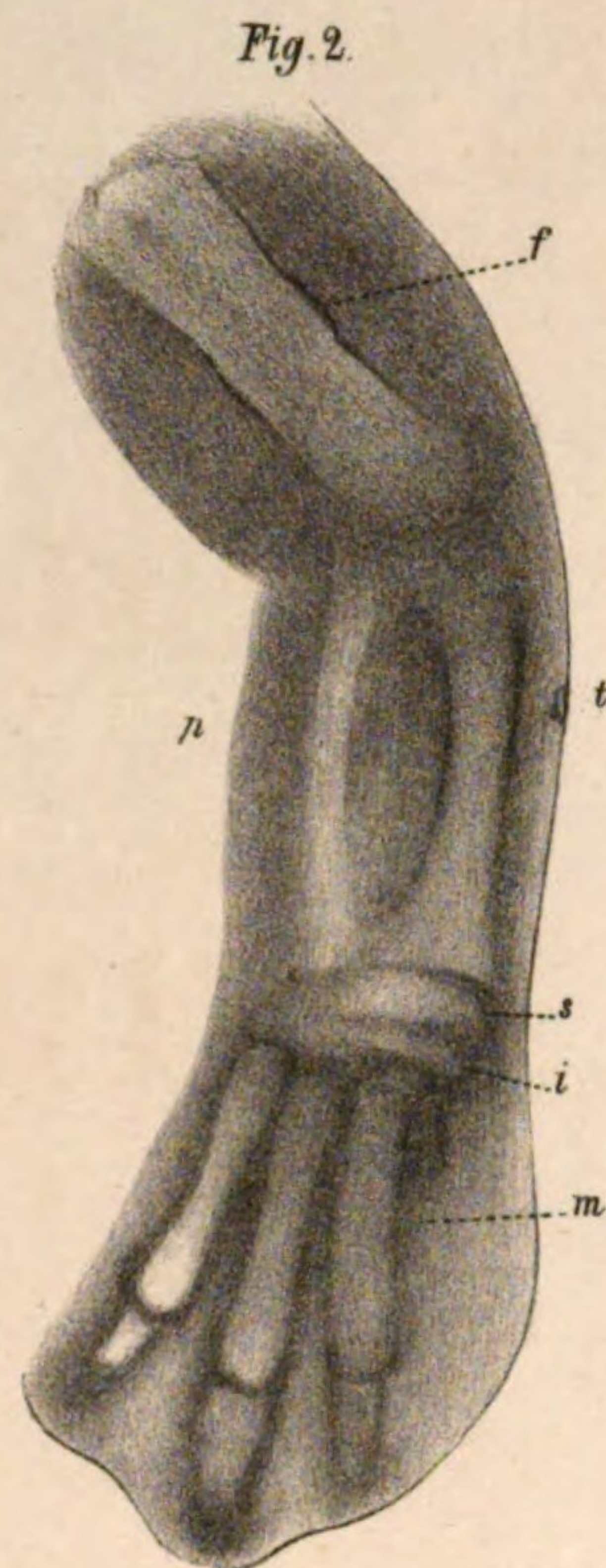
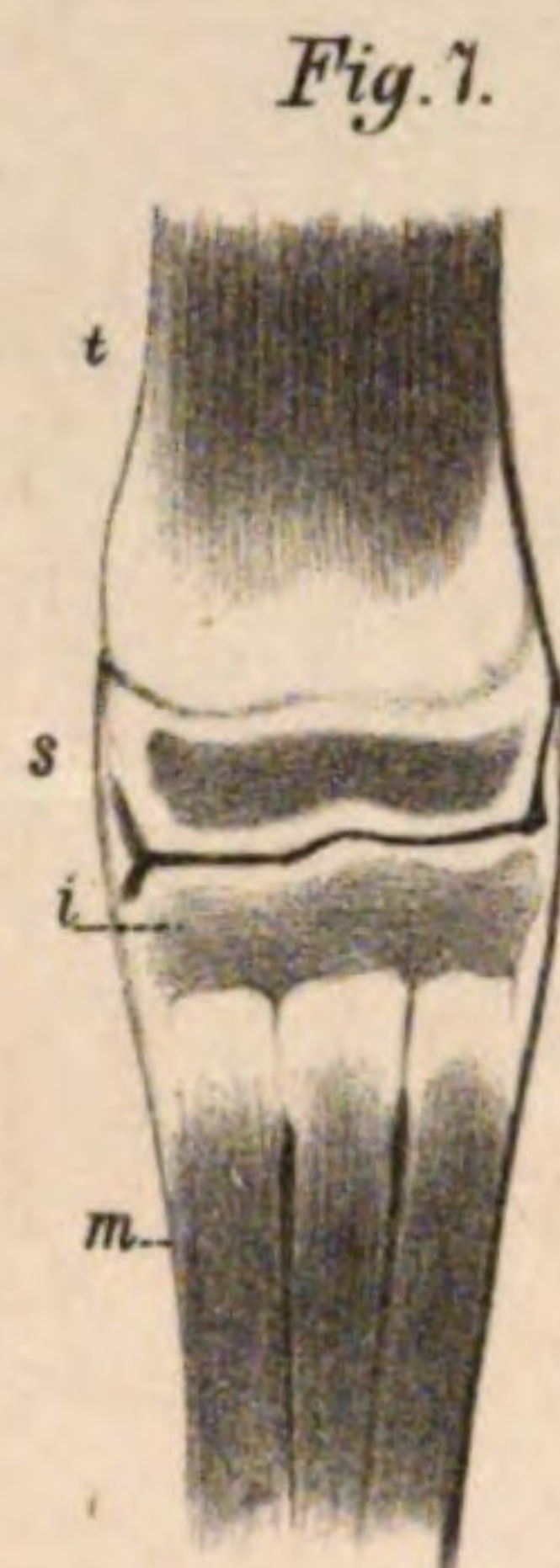
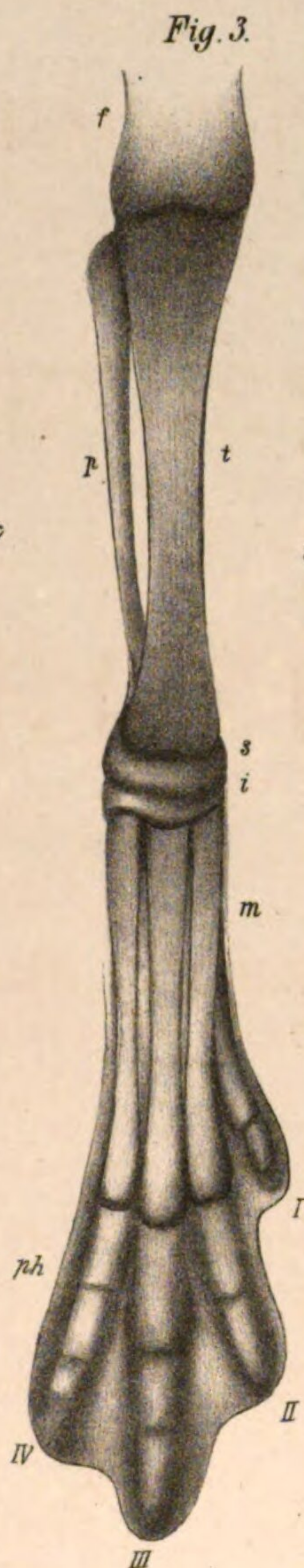
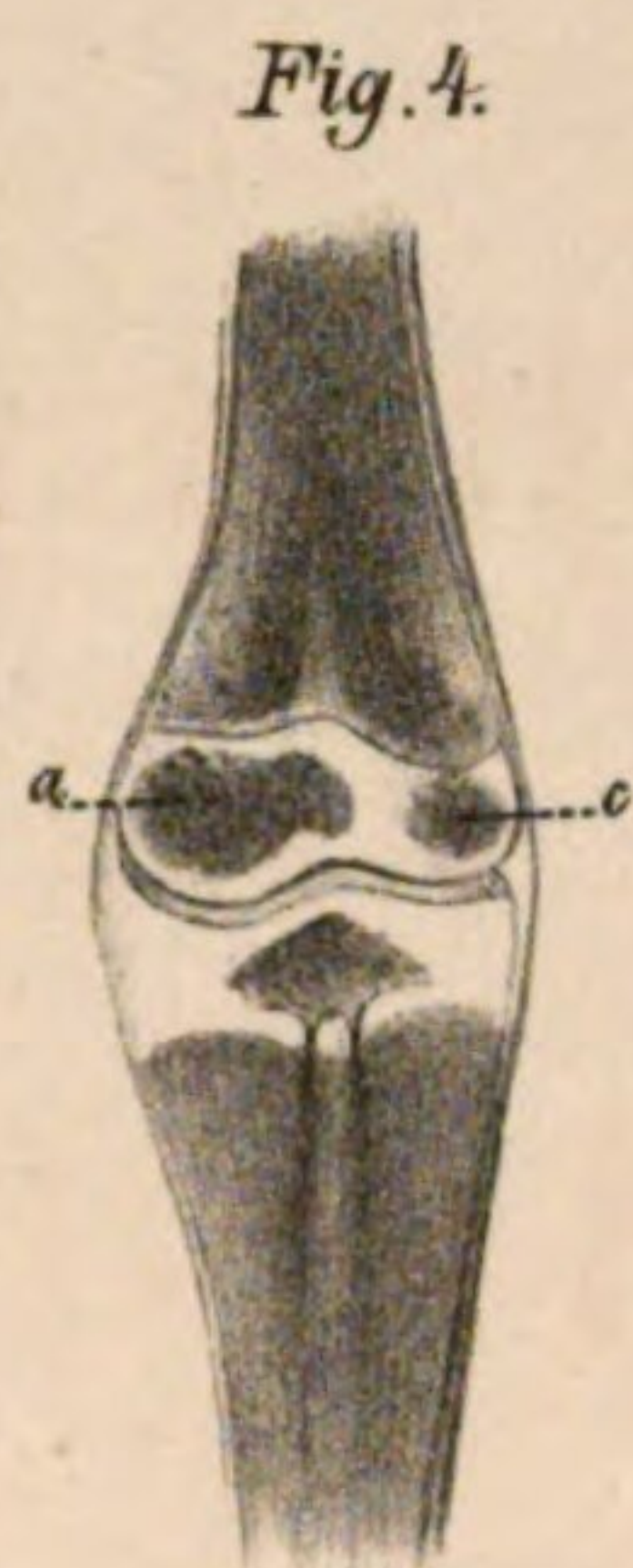
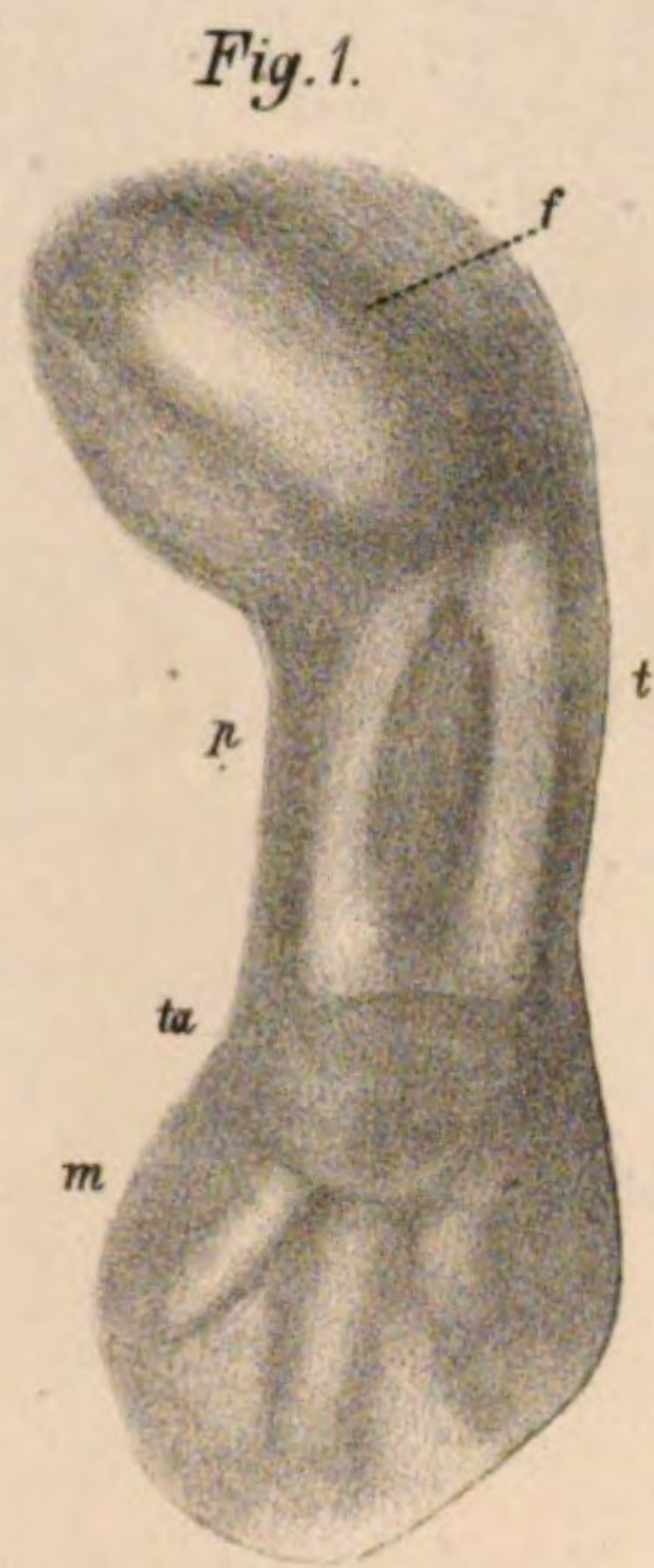


Fig. 8.





THE UNIVERSITY OF CHICAGO

PHYSICS DEPARTMENT

RECEIVED

APR 11 1961

PHYSICS DEPARTMENT

CHICAGO, ILL.

Gegenbaur, Carl,

Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere

Bd.: 1

Leipzig 1864

4 Zool. 135 i-1

urn:nbn:de:bvb:12-bsb10231385-2